

Zur Skelett- und Muskelanatomie des Thorax der Dolichopodiden und Empididen (Diptera)*)

von

Hans Ulrich

(Mit 13 Tafeln und 1 Abbildung im Text)

*) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 15	S. 1—44	München, 1. Febr. 1971
---	----------------	----------------	-------------------------------

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	3
II. Material und Methoden	3
III. Das Hals- und Thorakalskelett der Dolichopodiden	7
IV. Abwandlungen des Hals- und Thorakalskeletts bei den Empididen	17
V. Die Hals- und Thorakalmuskulatur von Dolichopodiden und Empididen	21
VI. Verwertung der Merkmale für die Beurteilung der Verwandtschaft	41
VII. Zusammenfassung	43
VIII. Literatur	43
Anhang: Tafeln und Tafelerklärungen	

I. Einleitung

Die Untersuchungen zu der vorliegenden Arbeit wurden in der Absicht begonnen, nach Merkmalen zu suchen, die zur Vermehrung unserer bisher mangelhaften Kenntnisse vom natürlichen (phylogenetischen) System der Dolichopodiden beitragen können. Der Thorax, dessen Skelett an Strukturen besonders reich ist, erschien hierzu geeigneter als andere Teile des Körpers. Es zeigte sich aber, daß auch der Thorax innerhalb dieser sehr uniformen Familie nur wenige und geringfügige Abwandlungen aufweist, von denen ein Beitrag zur Klärung von Verwandtschaftsverhältnissen höchstens innerhalb kleiner aberranter Gattungsgruppen zu erwarten ist. Eine Einteilung der Familie in größere Einheiten, etwa Unterfamilien, ist mit Hilfe der Thoraxmorphologie nach den gewonnenen Erfahrungen voraussichtlich nicht zu erreichen.

Andererseits konnten aber einige Merkmale aufgefunden werden, die die Dolichopodiden in ihrer Gesamtheit als monophyletische Einheit ausweisen, und andere, die die allgemein angenommene nähere Verwandtschaft der Dolichopodiden und der Empididen, die dementsprechend als Empidoidea, Empidiformia (Hennig) oder Orthogenya (Brauer) zusammengefaßt werden, zu bestätigen scheinen.

Über die phylogenetisch-systematische Zielsetzung hinaus dürfte eine Untersuchung über das Skelettmuskelsystem einer Familie auch als Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Dipteren von Interesse sein. Eine Mitteilung der erzielten Ergebnisse halte ich deshalb für gerechtfertigt.

Entsprechend der phylogenetischen Fragestellung, die am Anfang der Untersuchungen stand und auch weiter im Auge behalten werden soll, wurde auf die nach Hennig unerläßliche Unterscheidung zwischen primitiven (plesiomorphen) und abgeleiteten (apomorphen) Merkmalen Wert gelegt. Nur Übereinstimmungen in abgeleiteten Merkmalen (Synapomorphien) können zur Begründung monophyletischer Gruppen herangezogen werden (Hennig 1966).

II. Material und Methoden

Für die Untersuchungen wurden Imagines von Empididen und Dolichopodiden gesammelt und zunächst in 70- bis 85-prozentigem Alkohol konserviert. Bei den kleinsten und weichhäutigsten unter den Dolichopodiden, wie *Achalcus*, *Anepsiomyia* und *Xanthochlorus*, treten in 85-prozentigem Alkohol Schrumpfungen auf, am stärksten im Bereich des Kopfes; in diesem Fall empfiehlt sich eine Konzentration, die nicht wesentlich über 70% liegt.

Für das Studium der Skelettstrukturen wurden die Tiere mit einem sagittal oder frontal geführten Schnitt durchgeteilt, in 10-prozentiger Kalilauge mazeriert und mit Wasserstoffperoxyd gebleicht, soweit dies bei grö-

ßeren und dunkel gefärbten Arten angeraten erschien. Als Aufbewahrungsmedium diente anschließend 70-prozentiger Alkohol, in dem auch die Untersuchungen vorgenommen wurden. In dieser Weise wurden Außen- und Innenseite des Thorakalskeletts der folgenden Arten vergleichend untersucht:

Dolichopodidae¹⁾

Subfam. Dolichopodinae

Dolichopus unguatus (Linné) ♂♀

Dolichopus urbanus Meigen ♂♀

Gymnopternus cupreus (Fallén) ♂

Hypophyllus obscurellus (Fallén) ♂♀

Subfam. Hydrophorinae

Hydrophorus praecox (Lehmann) ♂♀

Hydrophorus bipunctatus (Lehmann) ♀

Liancalus virens (Scopoli) ♂

Subfam. Medeterinae

Medetera truncorum (Meigen) ♂♀

Subfam. Rhamphiinae

Rhaphium ensicorne Meigen ♂♀

Syntormon tarsatus (Fallén) ♂♀

Achalcus flavicollis (Meigen) ♂♀

Subfam. Neurigoninae

Neurigona quadrifasciata (Fabricius) ♂♀

Subfam. Diaphorinae

Diaphorus oculatus (Fallén) ♂♀

Chrysotus cilipes Meigen ♂♀

Nematoproctus distendens (Meigen) ♀

Argyra diaphana (Fabricius) ♀

Argyra auricollis (Meigen) ♂♀

Subfam. Sympycninae [= Campsicneminae]

Campsicnemus curvipes (Fallén) ♂

Sympycnus aeneicoxa (Meigen) ♂♀

Anepsiomyia flaviventris (Meigen) ♂♀

Xanthochlorus tenellus (Wiedemann) ♀

Subfam. Sciapodinae [= Chrysosomatinae]

Sciapus platypterus (Fabricius) ♂♀

Empididae²⁾

Subfam. Empidinae

Empis (Platyptera) borealis Linné ♂♀

Hilara litorea (Fallén) ♂

Subfam. Hemerodromiinae

Phyllodromia melanocephala (Fabricius) ♀

Chelifera precabunda Collin ♂

Subfam. Clinocerinae [= Atalantinae]

Trichopeza longicornis (Meigen) ♀

Wiedemannia (Roederella) ouedorum Vaillant ♂♀

Dolichocephala irrorata (Fallén) ♀

¹⁾ Provisorische Gliederung in Subfamilien in Anlehnung an Becker (1917).

²⁾ Gliederung in Subfamilien in Anlehnung an Engel (1938)

Subfam. Hybotinae [= Noezinae]

Hybos grossipes (Linné) ♀

Subfam. Ocydromiinae

Ocydromia glabricula (Fallén) ♂

Trichinomyia flavipes (Meigen) ♂

Subfam. Tachydromiinae [= Corynetinae]

Platypalpus pectoralis (Fallén) ♀

Tachypeza nubila (Meigen) ♂♀

Zum Vergleich wurden auch Vertreter der Xylophagiden, Rhagioniden, Stratiomyiden, Tabaniden, Nemestriniden, Asiliden, Bombyliiden, Platypeziden, Lonchopteriden und Syrphiden in die Studien einbezogen, außerdem *Atelestus pulicarius* (Fallén) (Platypezidae oder Empididae?). Die meisten Aufschlüsse lieferte die Untersuchung der in der Mehrzahl der Merkmale plesiomorphen Rhagionide *Rhagio scolopaceus* (Linné).

Für die Untersuchung der Muskulatur wurden die Tiere mit einem sagittal, quer, frontal oder auch schräg geführten Schnitt durchgeteilt, in einem Schälchen mit einer Paraffin-Bienenwachs-Mischung angeschmolzen und unter Alkohol von der eröffneten Seite her seziiert. Als Präparierwerkzeug bewährten sich, neben einer feinen Pinzette und Nadelhaltern mit Insektennadeln oder Minutienstiften, Splitter, die aus der Schneide einer Rasierklinge herausgebrochen und in einen Nadelhalter eingespannt wurden — eine Anregung, die ich 1957 von Herrn Dr. A. Steigleder, Stuttgart, erhalten hatte. Die heute im Handel käuflichen Klinge eignen sich für diesen Zweck weniger, da sie aus Legierungen bestehen, die nicht splintern, sondern sich verbiegen, ehe sie brechen; am besten dürften noch die billigeren und weniger bruchfesten Sorten geeignet sein, sofern man nicht auf ältere Bestände zurückgreifen kann.

Von den folgenden Arten wurde die Thoraxmuskulatur in der beschriebenen Weise eingehend untersucht, indem für jeden Muskel die beiden Ansatzstellen am Skelett ermittelt wurden:

Dolichopodidae

Argyra auricollis (Meigen) ♀

Empididae

Empis (Platyptera) borealis Linné ♂

Wiedemannia (Roederella) ouedorum Vaillant ♂♀³⁾

Stichproben, die sich auf einen Teil der Muskulatur und manchmal auf einzelne Muskeln beschränkten, wurden an den folgenden Arten und Geschlechtern vorgenommen:

Dolichopodidae

Dolichopus unguatus (Linné) ♂♀

Dolichopus urbanus Meigen ♂♀

Hydrophorus praecox (Lehmann) ♂♀

Argyra diaphana (Fabricius), ♂♀

³⁾ Die meisten Muskeln wurden an Weibchen untersucht; da das verfügbare Material nicht ausreichte, wurden zur Ergänzung Männchen herangezogen.

Argyra auricollis (Meigen) ♂

Sciapus platypterus (Fabricius) ♂♀

Empididae

Empis (Platyptera) borealis Linné ♀

Rhamphomyia (Holoclera) flava (Fallén) ♂

Rhamphomyia (Megacyttarus) tephraea Meigen ♂

Hilara litorea (Fallén) ♂

Hybos grossipes (Linné) ♀

Trichinomyia flavipes (Meigen) ♂

Platypalpus major (Zetterstedt) ♀

Tachypeza nubila (Meigen) ♀

Rhagionidae

Rhagio scolopaceus (Linné) ♂

Soweit von den Gattungen nur jeweils eine Art untersucht wurde, was meistens der Fall war, wird in den nachfolgenden Abschnitten auf die ausdrückliche Nennung der Art verzichtet; die unter Gattungsnamen gemachten Angaben beziehen sich also nur auf die berücksichtigten und in den vorstehenden Listen aufgeführten Arten. Entsprechend wird das Geschlecht nicht ausdrücklich genannt, wenn nur eines der beiden Geschlechter untersucht wurde oder beide in dem betreffenden Merkmal übereinstimmen. Von einem Sonderfall (Muskeln 23 bei *Argyra*) abgesehen, wurden keine Geschlechtsunterschiede festgestellt.

Es versteht sich, daß pauschale Angaben über Familienmerkmale sich auch nur auf die berücksichtigten Vertreter beziehen können. Wird beispielsweise vom Grundplan der Dolichopodiden gesprochen, so ist damit nicht unbedingt der Grundplan der gesamten Familie erfaßt, sondern möglicherweise nur der einer Teilgruppe, über die sich das verfügbare Material verteilt. Vermutlich sind die berücksichtigten Gattungen aber ausreichend gestreut, um als Repräsentanten der ganzen Familie gelten zu können, und es ist deshalb wahrscheinlich, daß zumindest diejenigen Merkmale, die bei allen untersuchten Vertretern in gleicher Weise gefunden wurden, tatsächlich Merkmale des Grundplans der Familie sind.

Bei den Abbildungen zur Muskulatur wurde darauf verzichtet, in der meist üblichen Weise alle in der jeweiligen Ansicht bei einer Präparation sichtbaren Muskeln einzuzichnen und durch schichtweises Abtragen von Figur zu Figur den Verlauf einer Präparation nachzuahmen. Stattdessen wurden in die vorgefertigten Skelettzeichnungen immer nur einzelne Muskeln eingetragen, und die Mehrzahl der Muskeln wurde nur jeweils einmal abgebildet; bei einigen wurde auf eine bildliche Wiedergabe ganz verzichtet. Um die Orientierung zu erleichtern, wurden — soweit möglich, auf der gleichen Tafel — den Abbildungen zur Muskulatur Zeichnungen beigegeben, die das Skelett in gleicher Orientierung und gleichem Maßstab zeigen. Wenn gleiche Körperteile von verschiedenen Arten zur Darstellung kamen, wurden die betreffenden Zeichnungen ebenfalls möglichst auf derselben Tafel untergebracht; in diesem Fall wurde zur Erleichterung des Vergleichs auf ähnliche Größe der Abbildungen mehr Wert gelegt als auf einheitliche Maßstäbe.

Die benutzte Terminologie stützt sich überwiegend auf Snodgrass (1935), Weber (1933 und 1954) und Bonhag (1949), vereinzelt auch auf andere im Literaturverzeichnis genannte Arbeiten. Soweit die Benennung von Strukturen wünschenswert erschien, für die keine Namen zur Verfügung standen, wurden Bezeichnungen in möglichst weitgehender Analogie zu den vorhandenen gewählt.

III. Das Hals- und Thorakalskelett der Dolichopodiden, erläutert am Beispiel von *Argyra auricollis* (Meigen) ♀

Die Morphologie des Hals- und Thorakalskeletts ist innerhalb der Familie so einheitlich, daß die im folgenden für *Argyra* gemachten Angaben auch für die übrigen untersuchten Arten, und zwar für beide Geschlechter, gelten, sofern Gegenteiliges nicht ausdrücklich vermerkt wird. Die einzigen stärkeren Abweichungen wurden bei *Hydrophorus* festgestellt, worauf an gegebener Stelle einzugehen sein wird; es handelt sich durchweg um aberrante Spezialentwicklungen (Autapomorphien).

Es ist nicht beabsichtigt, eine umfassende Beschreibung zu geben, da der Thoraxbau in den meisten Merkmalen den von anderen Brachyceren bekannten Verhältnissen gleicht. Die folgenden Angaben beschränken sich deshalb auf weniger bekannte oder den Dolichopodiden, teils gemeinsam mit ihren nächsten Verwandten, eigentümliche Charaktere; außerdem sind einige Bemerkungen zu der gewählten Terminologie notwendig, die im übrigen aus den Abbildungen hervorgeht.

Halsregion

Tafel VI, Fig. 18; Tafel VII, Fig. 22; Tafel VIII, Fig. 24 (*Argyra*).

In der Zahl und der Anordnung der Cervikalsklerite stimmen alle untersuchten Dolichopodiden untereinander überein. Die folgenden Sklerite können unterschieden werden:

Erstes Laterocervicale (1. LC) (paarig): Stellt die Verbindung zwischen dem zweiten Laterocervicale und der Kopfkapsel (Occipitalcondylus) her und ist gegen beide Teile beweglich. Ohne eigene Muskulatur.

Zweites Laterocervicale (2. LC) (paarig): Das größte Halssklerit, zugleich mit der größten Zahl ansetzender Muskeln. Der Wölbung der Halsoberfläche folgend, ist es auf der Lateralseite dorsad aufgebogen. In der Umgebung des Posterolateralwinkels (die Fortsetzung der Aufbiegung bildend) und entlang des Medialrands ist je eine vertikale Leiste (IL und mL) eingefaltet. Der Caudalrand ist leicht aufgebogen. Infolge der Aufbiegungen und Leistenbildungen hat dieses Cervikalsklerit eine Kahn- oder Trogform mit konkaver Dorsalseite. Im Bereich der lateralen Leiste besteht eine gelenkige Verbindung mit dem Anapropisternum.

Postcervicale (PC) (paarig): Mit Muskelansatzstellen. Hängt lateral mit dem Proepisternum zusammen. Caudal ist es zu einem Apodem (Postcervikalapodem, PCap) lang ausgezogen. Das Vorhandensein eines solchen langgestreckten Apodems wurde bei allen untersuchten Dolichopodiden und bei keiner der übrigen Dipteren festgestellt. Es ist demnach ein apomorphes Familienmerkmal. Bei einem Teil der Empididen findet sich in gleicher Lage eine Leiste (Tafel VIII, Fig. 25, PCL), an der derselbe Muskel (4) wie am Apodem der Dolichopodiden ansetzt und die dem Postcervikalapodem offensichtlich homolog ist. Falls diese Leiste zum Grundplan der Empididen gehört, was ohne die Untersuchung der Muskulatur bei einer größeren Anzahl von Vertretern nicht entschieden werden kann, ist das Vorhandensein der Leiste oder des Apodems als homologer Bildungen eine Übereinstimmung (Synapomorphie) der beiden Familien.

Dorsales Cervicale (DC) (paarig): Liegt auf dem größeren Teil seiner Länge in der Cervikalmembran und bildet damit einen Teil der Körperoberfläche; das caudale Endstück löst sich dagegen von der Oberfläche, ragt ins Innere des Prothorax und ist demnach als eine Apophyse aufzufassen. Das craniale Ende befindet sich in der Halshaut kurz hinter dem Rand der Kopfkapsel, dorsolateral vom Occipitalcondylus (in Fig. 18 ist es durch die in den Halsraum vorspringende Postoccipitalleiste POcL verdeckt). Mit ansetzenden Muskeln. — Das dorsale Cervicale ist bei den Dipteren weit verbreitet. Außer bei den untersuchten Dolichopodiden und Empididen findet es sich beispielsweise in den Familien Stratiomyidae (*Stratiomys*, *Chloromyia*; *Ptecticus* nach Maki 1938), Nemestrinidae (*Fallenia*), Asilidae (*Machimus*), Bombyliidae (*Bombylius*), Platypezidae (*Platypeza*) und Micropezidae (*Calobata* nach Maki 1938), auch bei Nematoceren (Tipulidae: *Ctenacroscelis* nach Maki 1938; *Tipula* nach Mickoleit 1962, dort als erstes Cervicale gedeutet). Wo es fehlt, scheinen die dazugehörigen Muskeln am Kopf oder an der Halshaut anzusetzen (Maki 1938), bei *Tabanus* an einer gemeinsamen Sehne, die am Kopf inseriert (Bonhag 1949).

Erstes ventrales Cervicale (1. VC) (unpaarig): Ist in gleicher Weise wie die Halshaut gewölbt und hat infolgedessen die Form eines dorsal offenen Halbrings. Ohne Muskelansatz. Dieses Sklerit ist, zumindest in dieser Form und in dieser Lage, unter den untersuchten Dipteren ausschließlich und ausnahmslos bei den Dolichopodiden vorhanden und kann als apomorphes Familienmerkmal gelten.

Zweites ventrales Cervicale (2. VC) (paarig): Ebenso wie das folgende Cervicale (3. VC) schwach sklerotisiert, aber deutlich steifer als die umgebende Haut. Nach außen konvex gewölbt. Ohne Muskeln.

Drittes ventrales Cervicale (3. VC) (unpaarig): Schwach sklerotisiert und ohne Muskulatur. Trägt jederseits der Medianen eine Gruppe von Sinneshaaren und wirkt wahrscheinlich als propriorezeptives Organ, das bei Lateralabduktion oder Drehung des Kopfes durch Berührung mit einem der beiden zweiten ventralen Cervicalia gereizt wird. Gehört vielleicht zum Praesternum des Prothorax. Bei *Empis* ist es mit diesem zu einem einzigen Sklerit vereinigt (Tafel VIII, Fig. 25); dasselbe scheint bei *Tabanus* der Fall

zu sein, nach den Angaben Bonhags (1949), der an dem von ihm als Praesternum bezeichneten Sklerit ein Sinnesorgan vermutet.

Praesternum des Prothorax (PrS_1) (unpaarig): Jederseits mit dem Ansatz eines schwachen Muskels.

Prothorax

Außenansicht lateral: Tafel I, Fig. 1 (*Argyra*), 2 (*Hydrophorus*).

Außenansicht ventral: Tafel IV, Fig. 11 (*Argyra*), 12 (*Hydrophorus*).

Innenansicht medial: Tafel V; Tafel VI, Fig. 18 (*Argyra*).

Innenansicht caudal: Tafel VII, Fig. 22 (*Argyra*).

Das aus dem unpaaren Antenotum (= Collare, AN_1) und dem paarigen Postnotum (= Humeralcallus, PN_1) bestehende Pronotum ist gegen das Mesonotum durch Phragmen abgegrenzt, und zwar ein unpaares medianes (mPh_{1-2}) und jederseits ein laterales (lPh_{1-2}).

Die laterale Fortsetzung des medianen Phragmas bildet (außer bei *Medetera*) nicht das laterale Phragma, sondern eine Leiste (L16a), die einem Muskel als Ursprungsfläche dient (Tafel VII, Fig. 22). Diese Leiste besteht aus einem aufsteigenden und einem absteigenden Ast und ist an der Umbiegungsstelle bei einem Teil der Dolichopodiden unterbrochen. Postero-ventrad setzt sie sich in der Pleuralleiste fort; vielleicht ist der absteigende Ast als Teil dieser aufzufassen.

Die Abgrenzung zwischen Pleuron und Tergum ist unsicher. Der in den Abbildungen mit AEs_1 (Anepisternum) gekennzeichnete Bezirk dürfte, wie Bonhag (1949) für *Tabanus* annimmt, dem Pleuron angehören. Er ist gegen das Postnotum durch abweichende Wölbung unscharf abgegrenzt; etwa entlang dieser Grenze verläuft die Basis der genannten Leiste L16a. Auch gegen das Antenotum ist er durch die verschiedene Wölbung beider Teile erkennbar abgesetzt; außerdem verläuft entlang dieser Grenze eine Innenleiste (Tafel VI, Fig. 18), die am medianen Phragma breit beginnt und in ihrem ventrad gerichteten Verlauf niedriger wird und verstreicht. Diese Leiste ist bei den meisten Dolichopodiden vorhanden, wenn auch unterschiedlich stark entwickelt; bei *Neurigona* fehlt sie völlig. Ihr Vorhandensein ist offenbar ein primitives Merkmal. Sie dient nicht als Muskelansatz; sofern ihr überhaupt eine mechanische Bedeutung zukommt, dürfte diese im Sinne einer Versteifungsleiste zu verstehen sein.

Das Katepisternum (KEs_1) ist gegen das Anepisternum ebenfalls durch eine Diskontinuität in der Wölbung abgesetzt. Medial ist es mit dem Basisternum (BS_1) nahtlos verschmolzen. Die Verwachsung der beiden Teile ist wahrscheinlich apomorph. Dasselbe Merkmal ist bei den Empididen und den Asiliden offensichtlich mehrmals unabhängig entwickelt worden.

Das Epimerum (Em_1) erreicht nicht annähernd die Höhe des Episternum. Als seine Grenze gegen den Mesothorax kann die mit $aAEsN_2$ oder $aAEsL_2$ bezeichnete Naht (in Außenansicht) bzw. Innenleiste angesehen werden (Tafel I, Fig. 1; Tafel VII, Fig. 22). Weiter dorsal scheint die Segmentgrenze mit der Basis der Pleuralleiste zusammenzufallen; zumindest liegt sie dieser sehr nahe. Die Reduktion des Proepimerum zugunsten des Mesepister-

num ist verständlich, wenn man berücksichtigt, daß an seiner Außenwand keine Muskeln ansetzen, während das Anamesepisternum (AEs_2) als Ursprungsfläche für einen Teil der direkten Flugmuskulatur dient und angesichts des stark entwickelten mesothorakalen Flugapparats der Dipteren zu einer stärkeren Ausdehnung auch in Cranialrichtung tendiert. Sollte, wie weiter oben angedeutet wurde, der absteigende Ast der Leiste $L16a$ dem dorsalen Endabschnitt der Pleuralleiste homolog sein, so wäre der angrenzende ventrale Teil des Humeralcallus dem Epimerum zuzurechnen, das dann ohne erkennbare Grenze in das Postnotum übergehen würde. Das Epimerum wäre nach dieser Auffassung durch die Verbreiterung des Mesopleuron nicht dorsal völlig unterdrückt, sondern lediglich durchgeteilt. Zur Frage nach dem Verbleib des Epimerum im dorsalen Bereich und nach der Homologisierung des Humeralcallus liefert die vorliegende Untersuchung keine Hinweise; daß der Humeralcallus hier als Postnotum bezeichnet wird, ist nicht als Stellungnahme zu dieser Frage zu werten.

Das Sternellum (Sl_1) ist im Grundplan der Familie lateral und caudal gegen den dort anschließenden mesothorakalen Bereich durch eine Leiste abgegrenzt (Tafel VII, Fig. 22). Diese kann verbreitert und gleichzeitig so gegen die Vertikale geneigt sein, daß ihre freie Kante weiter medial liegt als ihre Basis; das Extrem in dieser Richtung ist bei *Sympycnus* und *Liancalus* zu finden. Andererseits kann die Leiste auch in unterschiedlichem Maße zurückgebildet sein; fehlt sie ganz, so ist die Grenze am Mazerationspräparat gewöhnlich noch als blasser gefärbte Zone zu erkennen. Nur bei *Achalcus* war keine in dieser Weise erkennbare Grenze auszumachen.

Die Sternalapophyse (SAP_1) ist mit dem Pleuralarm (PLA_1) nahtlos zu einer vertikalstehenden Lamelle verschmolzen (Tafel VII, Fig. 22). Die Abgrenzung beider Teile gegeneinander ist zumindest am Skelettpräparat nicht mit Sicherheit möglich; auch unter Zuhilfenahme der Muskelansatzflächen läßt sich keine scharfe Grenze ziehen.

Die Gelenkung der Coxa des Vorderbeins (Procoxa, Cx_1) am Rumpf ist wie bei anderen Dipteren monokondyl. Die Gelenke zwischen Rumpf und Hüften sollen hier als Hüftgelenke bezeichnet werden; sie entsprechen den Subcoxalgelenken der Terminologie *Webers*.

Mesothorax

Außenansicht lateral: Tafel I, Fig. 1 (*Argyra*), 2 (*Hydrophorus*).

Außenansicht ventral: Tafel IV, Fig. 11 (*Argyra*), 12 (*Hydrophorus*).

Innenansicht medial: Tafel V (*Argyra*); Tafel XII, Fig. 41 (*Argyra*), 43 (*Hydrophorus*).

Furca: Tafel XI, Fig. 32 (*Argyra*), 33 (*Hydrophorus*).

Das Scutum ist in seinem caudalen Bereich, vor dem Scutellum, bei einem Teil der Gattungen abgeflacht („impression préscutellaire“ bei *Parent*). Es finden sich alle Übergänge von einer sehr deutlichen Abflachung (*Medetera*, *Neurigona*) über eine wenig ausgeprägte (z. B. *Sympycnus*, *Argyra*) bis zu ihrem völligen Fehlen (*Argyra*, *Dolichopus*, *Hydrophorus* u. a.). Bei den Empididen ist die Abflachung allgemeiner verbreitet (Tafel II; Tafel III, Fig. 7, 8, 10); in dieser Familie scheint sie zum Grundplan zu gehören. Für

die Dolichopodiden kann dies nicht mit gleicher Wahrscheinlichkeit angenommen werden. Bei den darauf untersuchten Empididen (*Empis*, *Wiedemannia*, *Hybos*) umfaßt die Abflachung den Bereich caudal vom Ansatz des medialen dorsalen Längsmuskels; dasselbe dürfte auch auf die Dolichopodiden zutreffen. Wenn es auch am einfachsten erscheint, anzunehmen, die Abflachung sei bereits bei den gemeinsamen Vorfahren beider Familien vorhanden gewesen und überall dort, wo sie fehlt, zurückgebildet worden, so kann angesichts des Zusammenhangs mit der Ansatzfläche eines Muskels doch auch die entgegengesetzte Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß die Abflachung ursprünglich fehlte und in Parallelentwicklungen mehrmals unabhängig erworben wurde.

Die Scutoscutellarnaht (V-Naht, VN) ist im ursprünglichen Fall, auch bei *Argyra*, als seichte Einsenkung zwischen Scutum und Scutellum erhalten (Tafel I, Fig. 1). In diesem Fall ist der vordere, vor der Transscutellarnaht gelegene Teil des Scutellum als meist schwach ausgeprägter Querwulst erkennbar. Fehlt die V-Naht (z. B. *Hydrophorus*, Tafel I, Fig. 2), so ist der vordere Abschnitt des Scutellum nicht vom Scutum zu unterscheiden.

Im Bereich des Postnotum (PN₂) hebt sich, posteroventral an das Scutellum anschließend, eine stärker gewölbte Partie heraus, die analog zu ähnlichen Bildungen bei anderen Brachyceren als Postscutellum bezeichnet werden soll (PScl, Tafel I, Fig. 1). Dieses Postscutellum ist bei allen untersuchten Dolichopodiden erkennbar und ist ein apomorphes Familienmerkmal. Bei *Campsicnemus* ist es verlängert; in diesem Fall kann seine Form und Ausdehnung vielleicht als Erkennungsmerkmal der Gattung dienen. Im Grundplan der Empididen fehlt es; nur bei *Hybos* (Tafel III, Fig. 7) und *Phyllodromia* waren Diskontinuitäten in der Wölbung des Postnotum festzustellen, die nach ihrer Lage vielleicht als schwach entwickeltes Postscutellum aufgefaßt werden können (Konvergenz).

Episternum und Epimerum werden durch Innenleisten (hintere Anepisternalleiste pAEsL₂ oder, in Außenansicht, hintere Anepisternalnaht pAEsN₂; Anepimeralleiste AEmL₂ bzw. -naht AEmN₂) in je einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt gegliedert, die in Anlehnung an die gebräuchliche Terminologie als Anepisternum (AEs₂), Katepisternum (KEs₂), Anepimerum (AEm₂) und Katepimerum (KEm₂) bezeichnet werden sollen (Tafel I, Fig. 1; Tafel V, Fig. 17). Die Wahl dieser Ausdrücke geschah aus praktischen Gründen und ist nicht als Stellungnahme zu der Frage zu werten, inwieweit Homologie mit den gleichnamigen Teilen der Pleuren anderer Insektenordnungen angenommen werden kann. Der in Tafel I, Fig. 1 und Tafel IV, Fig. 11 mit „KEs₂ + PrCx₂“ (Katepisternum + Praecoxale) gekennzeichnete Bezirk der Körperoberfläche ist das „Sternopleuron“ der Dipterologen. Ob er auch sternale Anteile enthält, ist ungeklärt. Das Katepimerum ist wie bei anderen Brachyceren mit dem von der Coxa abgegliederten Meron (M₂) nahtlos verschmolzen.

Schräg über das Anepisternum läuft eine Linie, die in Außenansicht (Tafel I, Fig. 1) als Eindruck, in Innenansicht (Tafel V, Fig. 17) als Erhebung erscheint und für die der Ausdruck Anepisternaleindruck (AEsE) bzw. An-

episternalwulst (AEsW) gewählt wurde. Diese Unebenheit war bei allen untersuchten Dolichopodiden und bei keiner der berücksichtigten Empididen zu finden und ist ein wahrscheinlich apomorphes Familienmerkmal. Sie bildet die posteroventrale Begrenzung der Ursprungsfläche des pleuralen Basalarmuskels (26). Eine weitere Unebenheit, die auf der Außenseite konvex und innen konkav ist und die hintere Anepisternalnaht kreuzt, ist weiter verbreitet; sie wurde bei Vertretern der Empididen, Asiliden, Lonchopteriden, Platypeziden und Syrphiden festgestellt (Tafel I—III, nicht benannt).

Zwei Basalaria sind zu unterscheiden: das vordere (aBA_2) trägt auf seiner Innenseite das Basalarapodem ($BAAp_2$), an dem die Basalarmuskeln ansetzen; das hintere (pBA_2) überträgt die Bewegungen des vorderen auf die Flügelwurzel. (Tafel I, Fig. 1; Tafel V, Fig. 17.)

Im Bereich des Anepimerum, unmittelbar an das craniale Ende des Postnotum angrenzend, befindet sich eine stark sklerotisierte, bei blassen Arten als dunkler Fleck auffallende Fläche (Tafeln I und V, schraffiert). Dieses Merkmal wurde bei allen untersuchten Dolichopodiden und bei keinem der berücksichtigten Vertreter anderer Familien festgestellt und ist offensichtlich ein apomorphes Familienmerkmal. Vielleicht trägt die stärker sklerotisierte Fläche zur Verfestigung dieser Skelettpartie bei, die durch die Verformungen des Thorax beim Flug vermutlich erheblichen mechanischen Beanspruchungen ausgesetzt wird; Muskeln setzen an ihr nicht an. Das gleiche gilt für eine Leiste (Tafel XII, Fig. 41), die von der Intersegmentalleiste Meso-/Metapleuron abzweigt, über das posterodorsale Endstück der Anepimeralleiste hinwegzieht und so zusammen mit dieser und der Außenwand zwei Taschen bildet, deren vordere (T) den Caudalwinkel des Anepimerum, deren hintere den Dorsalwinkel des Katepimerum umfaßt. Diese Leiste findet sich in gleicher Lage bei allen untersuchten Dolichopodiden; soweit bei Empididen analoge Bildungen vorkommen (Tafel XII, Fig. 44 und 45), haben diese eine andere Lage und abweichende Form. Die Art der Taschenbildung bei den Dolichopodiden kann demnach als Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Empididen herangezogen werden; ob sie primitiv oder abgeleitet ist, läßt sich auf Grund der vorliegenden Ergebnisse nicht beurteilen.

Die Gelenkverbindung sowohl der Mittel- wie der Hinterhüfte mit dem Rumpf ist dikondyl. Das dorsolaterale Gelenk wird als pleurales, das medioventrale als sternales Hüftgelenk bezeichnet. Ob die Gelenkstellen tatsächlich in den Bereich des Pleuron und des Sternum fallen, soll hier nicht erörtert werden.

Die Furca (Tafel V, Fig. 16; Tafel XI, Fig. 32) besteht aus dem unpaaren Sternalgrat und jederseits einer Sternalapophyse. Das linke und das rechte Blatt des eingefalteten Sternalgrats liegen sich an und sind teilweise miteinander verschmolzen (in den Abbildungen schwarz); es bleibt aber ein enges Lumen erhalten, das in Richtung auf die sternalen Hüftgelenke weiter wird, da die Blätter sich dort auseinanderbiegen. (Auf Tafel XI ist das Lumen, soweit die Blätter sich anliegen, schraffiert; die Ausweitung in der Nähe der Hüftgelenke ist weiß gelassen.) Im Grundplan divergieren die

Blätter vor den Gelenken nur wenig, so daß die Hüften nahe der Medianen liegen (Tafel IV, Fig. 11). Nur bei *Hydrophorus* divergieren die Blätter stärker, und die Hüftgelenke rücken dementsprechend auseinander (Fig. 12). Der Sternalgrat ist nur bei *Hydrophorus* an seinen freien Dorsalkanten durch Querleisten verbreitert (QL, Tafel XI, Fig. 33).

Die Segmentgrenze Meso-/Metathorax auf der Ventralseite weist besondere Leistenbildungen auf, auf die im Abschnitt über den Metathorax näher eingegangen wird.

Metathorax

Außenansicht lateral: Tafel I, Fig. 1 (*Argyra*), 2 (*Hydrophorus*).

Außenansicht ventral: Tafel IV, Fig. 11 (*Argyra*), 12 (*Hydrophorus*).

Innenansicht medial: Tafel V (*Argyra*); Tafel XII, Fig. 41 (*Argyra*), 43 (*Hydrophorus*).

Innenansicht caudal: Tafel XIII, Fig. 46 (*Argyra*).

Furca: Tafel XI, Fig. 32 (*Argyra*), 33 (*Hydrophorus*).

Das Meron des Mesothorax reicht in seinem dorsalen Teil am weitesten caudad und stößt dort an die Metapleuralnaht (PLN_3) (Tafel I, Fig. 1). Auf diese Weise kommt es auf eine kurze Strecke zur Vereinigung der Intersegmentalleiste mit der Metapleuralleiste (s. auch Innenansicht Tafel V, Fig. 17), und das Metepisternum wird dadurch in zwei keilförmige Teile, einen dorsalen (dEs_3) und einen ventralen (vEs_3), gespalten. Im Bereich des dorsalen Teils befindet sich eine Innenleiste ($AEsL_3$ bzw. $AEsN_3$), die verschiedenen Muskeln als Ursprungsfläche dient und vielleicht mit den Anepisternalleisten des Mesothorax homologisiert werden kann. Trifft diese angenommene Homologie zu und geht man bei der Benennung der Teile von den Verhältnissen im Mesothorax aus, so entspricht der dorsale Keil des Metepisternum dem Anepisternum und einem Teil des Katepisternum. Um dem gerecht zu werden, wurden für die beiden keilförmigen Abschnitte die Ausdrücke „Anepisternum“ und „Katepisternum“ vermieden zugunsten der neutraleren Bezeichnungen „dorsales“ und „ventrales Episternum“.

Bei *Hydrophorus* als der einzigen Gattung mit nennenswerten Abweichungen (das gleiche scheint für *Scellus* zu gelten, soweit an trockenen Exemplaren zu erkennen war) ist das ventrale Episternum weiter reduziert (Tafel I, Fig. 2), indem das Meron nicht nur dorsal, sondern auf seiner ganzen Höhe bis fast zum pleuralen Hüftgelenk an die Metapleuralnaht stößt. Wie aus der Innenansicht Fig. 43 (Tafel XII) hervorgeht, schiebt sich die Intersegmentalleiste nur mit ihrer Basis bis nahe an das Hüftgelenk vor; ihre freie Kante hat einen ähnlich schrägen Verlauf wie bei *Argyra* (Fig. 41) und anderen Dolichopodiden. Ein Vergleich von Fig. 1 und Fig. 2 (Tafel I) zeigt, daß die Gesamtfläche, die für Katamesepimerum, Meron und ventrales Metepisternum zur Verfügung steht, bei *Hydrophorus* relativ kleiner ist als bei *Argyra*. Während am ventralen Episternum keine Muskeln ansetzen, beansprucht das Meron als Ansatzfläche eines stark entwickelten Flugmuskels (30) einen gewissen Mindestraum und mußte sich deshalb auf Kosten des Metepisternum ausdehnen. Auf diese Weise dürfte sich das abweichende Verhalten von *Hydrophorus* zwanglos erklären lassen. Merk-

malsphylogenetisch betrachtet handelt es sich um eine Autapomorphie einer kleinen Gruppe, der auch die Gattung *Scellus* anzugehören scheint, nicht aber der offenbar ebenfalls näher verwandte *Liancalus*, der ein normal ausgebildetes Metepisternum besitzt. In Außenansicht erinnert die Reduktion des ventralen Metepisternum von *Hydrophorus* an Verhältnisse, die bei den Empididen weiter verbreitet sind (Tafeln II und III) und im Abschnitt über diese näher behandelt werden sollen. Bei *Medetera* ist das ventrale Episternum zwar ebenfalls verkleinert, im Prinzip entsprechen die Verhältnisse aber mehr dem Grundplan, und von einer Übereinstimmung mit *Hydrophorus* kann nicht die Rede sein.

Eine Zweiteilung des Metepisternum, zweifellos ein apomorphes Merkmal, scheint auch den Grundplan der Empididen auszuzeichnen. Der Wert dieser Übereinstimmung darf aber nicht überschätzt werden. Eine Verengung des Metepisternum im unteren Teil ist bei anderen Familien die Regel; davon ausgehend kann eine weitere Einschnürung bis zur Zweiteilung durchaus mehrmals unabhängig zustandegekommen sein. Bei den Empididen ist durchweg der ventrale Teil des Episternum kleiner als der dorsale. Dieser Zustand läßt sich zwanglos von den Gegebenheiten bei Asiliden (z. B. *Machimus*) ableiten, auch unabhängig von den Dolichopodiden. Die bei den Dolichopodiden anzutreffenden Verhältnisse, bei denen der ventrale und der dorsale Teil des Episternum ungefähr gleich groß sind, unterscheiden sich stärker von den Asiliden. Wenn Empididen und Dolichopodiden auf eine gemeinsame Stammform zurückgehen, bei der das Episternum bereits durchgeteilt war — was nach dem oben Gesagten keineswegs zwingend angenommen werden muß —, so kann die Stammform in diesem Merkmal dem Grundplan der Empididen entsprochen haben, und die Ausbildung des Episternum im Grundplan der Dolichopodiden ist demgegenüber dann ein apomorpher Zustand. Umgekehrt ist eine Ableitung des Grundplans der Empididen aus dem der Dolichopodiden bezüglich dieses Merkmals kaum möglich. Man kann demnach die Art, in der das Metepisternum der Dolichopodiden durchgeteilt ist, in jedem Fall als ein apomorphes Merkmal werten, unabhängig davon, ob die Zweiteilung als solche eine Synapomorphie mit den Empididen darstellt oder nicht.

Young (1921), der bei seiner Untersuchung des Thorakalskeletts neben Vertretern anderer Dipterenfamilien auch eine Dolichopodide (*Dolichopus*) und eine Empidide (*Rhaphomyia*) berücksichtigte, erkannte die Übereinstimmung der beiden Familien in der Durchteilung des Episternum nicht. Als Metepisternum deutet er bei *Rhaphomyia* das dorsale, bei *Dolichopus* das ventrale Episternum.

Das Metepimerum weist keine Gliederung in Kat- und Anepimerum auf. Dorsal geht es ohne erkennbare Grenze in das Postnotum über.

Der dorsale (dPIA₃) und der ventrale (vPIA₃) Pleuralarm sind als lange stabförmige Fortsätze an der im übrigen auffallend schmalen Pleuralleiste ausgebildet (Tafel XII, Fig. 41; Tafel XIII, Fig. 46). Die Stabform und vertikale Stellung des unteren Pleuralarms ist ein allen untersuchten Dolichopodiden und nur diesen zukommendes apomorphes Familienmerkmal. Bei

den Empididen ist die Pleuralleiste breiter, und der ventrale Arm hebt sich lediglich in Form einer schwachen bis mäßigen Verbreiterung der Fläche ab (Fig. 47—48); ausnahmsweise (*Chelifera*) ist die Leiste schmal und bildet der ventrale Arm einen ausgeprägten mediad gerichteten lamellenförmigen Fortsatz.

Am dorsalen Pleuralarm ist außer der Stabform bemerkenswert, daß er caudad gerichtet ist, während die Fläche der Pleuralleiste quer zur Körperachse orientiert ist. Eine Tendenz zur Rückbildung des dorsalen Arms ist bei der Subfamilie Dolichopodinae festzustellen; bei *Dolichopus urbanus* ist er rudimentär oder kann ganz fehlen, bei *D. unguulatus* ist er ziemlich kurz und schwach, aber immerhin noch deutlich ausgebildet. Ein ebenfalls caudad gerichteter, mehr oder weniger stabförmiger dorsaler Pleuralarm ist auch bei einem Teil der Empididen zu finden (Tafel XII, Fig. 45), bei anderen (Fig. 44) besteht der obere Arm wie der untere lediglich in einer Verbreiterung der Fläche der Pleuralleiste. Ein caudad gerichteter, stabförmiger dorsaler Pleuralarm wurde weiterhin bei den untersuchten Asiliden (*Machimus*, *Choerades*) festgestellt und ist nach Z a l o k a r (1947) auch bei *Drosophila* vorhanden. Vielleicht kommt er dem Grundplan einer größeren Verwandtschaftsgruppe zu, sofern er nicht mehrmals unabhängig erworben wurde; letzteres ist nicht unwahrscheinlich, da der Pleuralarm als Muskelansatz dient und demnach in seiner Ausbildung stark funktionsabhängig sein dürfte. Ein stabförmiger oberer Pleuralarm befindet sich stets in der Nachbarschaft der Anepisternalleiste und ist auf Grund dieser Lage leicht von etwa vorhandenen anderen, ähnlich geformten Apophysen zu unterscheiden.

Dorsal vom oberen Pleuralarm befindet sich ein weiteres stabförmiges Apodem (Tafel XII, Fig. 41, NAp₃), das nach seiner Lage eine Bildung des Postnotum zu sein scheint und dementsprechend als Metanotalapodem bezeichnet werden soll. Diese Bildung wurde bei allen Dolichopodiden außer *Achalculus* festgestellt, dagegen bei keiner Empidide, und ist ein apomorphes Familienmerkmal. An der Spitze des Metanotalapodems setzt der hier erstmals bei Dipteren aufgefundene dorsale Muskel des Metathorax (36) an.

Die Sternalapophyse (Tafel XI, Fig. 32) ist bei den meisten Dolichopodiden und wahrscheinlich auch im Grundplan der Familie cranial und caudal in je eine Spitze ausgezogen. Die craniale Spitze kann in unterschiedlichem Maße zurückgebildet sein; die caudale ist immer deutlich, was vielleicht mit dem Ansatz zweier Muskeln (44 und 45) an dieser Stelle zusammenhängt. Die stärkste Abweichung vom Grundplan findet sich bei *Hydrophorus* (Fig. 33) und *Liancalus*; die Sternalapophyse ist hier wesentlich stärker entwickelt und hat die Form eines caudad gekrümmten Bogens. Die weitgehende Übereinstimmung zwischen *Hydrophorus* und *Liancalus* in diesem Merkmal (Synapomorphie) dürfte die nähere Verwandtschaft beider Gattungen bestätigen, die auf Grund anderer Gemeinsamkeiten seit den Anfängen der Dolichopodidensystematik (H a l i d a y 1832) angenommen wird. Bei *Hydrophorus* setzt sich die Sklerotisierung vom Sternalgrat über die Einfaltungsstelle hinaus auf die ventrale Körperoberfläche fort,

die infolgedessen zwischen den vorderen Hälften der Hüftgruben eine breite sklerotisierte Fläche aufweist (Tafel IV, Fig. 12; vgl. *Argyra* Fig. 11).

Die Intersegmentalleiste Meso-/Metathorax ist im Bereich der Ventralseite des Körpers mit ihrer Caudalfläche dem Praecoxale des Metathorax (PrCx₃, Tafel XII, Fig. 41) und mit ihrer Cranialfläche vielleicht ganz oder teilweise dem Postcoxale des Mesothorax zuzurechnen. Von ihr geht cranial eine Leiste ab (Fig. 41, 1. L), deren Fläche zunächst horizontal liegt und dann ventrad in eine schräge bis vertikale Stellung umbiegt. Diese Leiste teilt vom Thorax eine Kammer ab, die anteroventral mit dem Raum über den Mittelhüften kommuniziert. In der Medianen ist ihr Rand mit dem Mesosternalgrat verwachsen (Tafel XI, Fig. 32; vgl. auch auf Tafel V den Medianschnitt in Fig. 16 mit dem Paramedianschnitt in Fig. 17). Zusammen mit der Intersegmentalleiste verleiht sie der Ventralpartie des Körpers zwischen Mittel- und Hinterhüften Stabilität; demgegenüber ist die ventrale Körperwand cranial von der Einfaltung der Intersegmentalleiste membranös (Postcoxalmembran PCx₂ in Tafel XI, XII und IV). Von der Leiste 1. L zweigt in der Nähe ihrer Umbiegungsstelle eine weitere, horizontale Leiste (2. L) ab. Eine dritte Leiste (3. L) geht auf gleicher Höhe wie die erste (1. L) von der Intersegmentalleiste posteroventrad ab.

Die Leiste 1. L wurde in der beschriebenen Lage und Orientierung bei allen untersuchten Dolichopodiden und Empididen, aber bei keinem Vertreter anderer Familien festgestellt und ist als Synapomorphie der Empidoidea zu werten. Ihr Vorhandensein ist mit einer mehr oder weniger vertikalen Stellung der Intersegmentalleiste (Tafel XII, PrCx₃) verbunden. Die

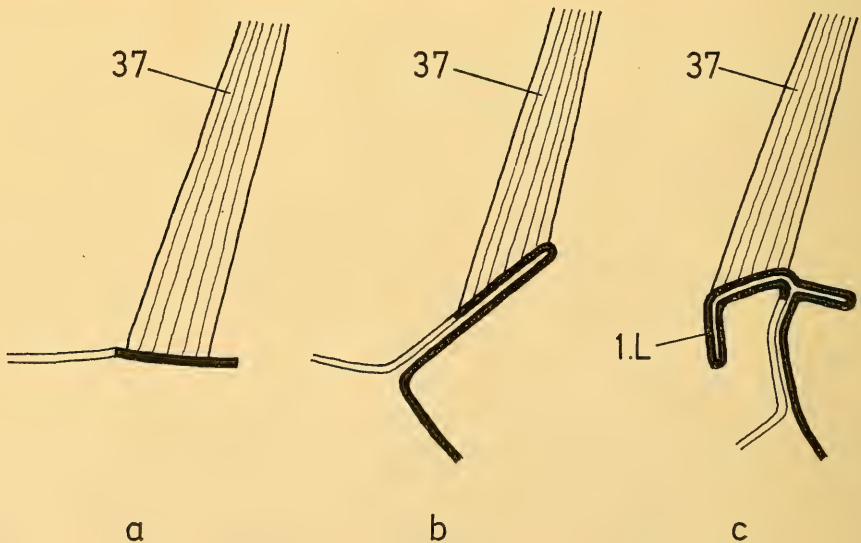


Abb. 1: Versuch einer Homologisierung der Leiste 1. L der Empidoidea. Paramediane Sagittalschnitte, schematisch. Postcoxale des Mesothorax (weiß), Praecoxale des Metathorax (schwarz), Dorsoventralmuskel des Metathorax (37). a: hypothetische Urform; b: plesiomorphe Ausbildungsform einer Brachycere (*Rhagio*); c: apomorphe Ausbildungsform der Empidoidea (*Wiedemannia*, vgl. Tafel XII, Fig. 45).

Leiste 2. L ist bei allen untersuchten Dolichopodiden außer *Hydrophorus* (Fig. 43) vorhanden und dürfte zum Grundplan der Familie gehören; den Empididen fehlt sie (Fig. 44—45). Die Leiste 3. L wurde bei der Mehrzahl der Dolichopodiden und einigen Empididen festgestellt; sie scheint zum Grundplan wenigstens der Dolichopodiden zu gehören und ist vielleicht dem in die Horizontale umgeschlagenen Rand der Intersegmentalleiste (wie in Fig. 45, IL₂₋₃) homolog.

An der Dorsalfläche der Leiste 1. L und, wenn vorhanden, der Leiste 2. L entspringt der Dorsoventralmuskel des Metathorax (37). Im plesiomorphen Zustand, wie er bei den anderen Familien gegeben ist, steht die Intersegmentalleiste schräg oder horizontal (mit posterodorsad oder caudad gerichteter freier Kante), oder ihr Rand ist caudad umgeschlagen; der Dorsoventralmuskel entspringt auf ihrer Anterodorsal- bzw. Dorsalfläche (*Tabanus* nach B o n h a g 1949; *Rhagio*).

Ob die drei Leisten (1. L, 2. L und 3. L) dem mesothorakalen Postcoxale oder dem metathorakalen Praecoxale angehören, läßt sich auf Grund der vorliegenden Ergebnisse nicht sicher beurteilen. Für die dritte (3. L) ist die Zugehörigkeit zum Metathorax angesichts ihrer Lage am wahrscheinlichsten. Geht man von der — allerdings keineswegs bewiesenen — Annahme aus, daß der Ursprung des Dorsoventralmuskels in jedem Fall metathorakal ist, so sind auch die Leisten 1. L (wenigstens ihre Dorsalfläche) und 2. L Bildungen des metathorakalen Praecoxale. Abb. 1 soll diese Hypothese veranschaulichen.

IV. Abwandlungen des Hals- und Thorakalskeletts bei den Empididen

Soweit die Merkmale der Empididen für das Verständnis der Dolichopodiden wichtig sind, wurden sie bereits im vorhergehenden Abschnitt behandelt. Anhangsweise sollen hier noch einige Feststellungen wiedergegeben werden, die nicht die ganze Familie, sondern nur einzelne Unterfamilien oder Gattungen betreffen.

Während die Dolichopodiden in ihrer Thoraxmorphologie sehr einförmig sind, weisen die Empididen, selbst einzelne ihrer Unterfamilien, eine bemerkenswerte Formenmannigfaltigkeit auf, die schon bei der Betrachtung der Körperaußenseite ins Auge fällt (Tafel II—III; Tafel IV, Fig. 13 bis 15). Eine eingehende morphologische Untersuchung von möglichst vielen Empididengattungen wäre deshalb lohnend, zumal sie sicher eine Reihe von Merkmalsübereinstimmungen und -unterschieden zutage fördern würde, die zum Verständnis der Phylogenie der Familie beitragen könnten. Außerdem bietet diese Familie auch in funktionsmorphologischer Hinsicht manches Interessante, beispielsweise im Zusammenhang mit der Ausbildung der Vorder-, Mittel- oder Hinterbeine als Raubbeine bei Hemerodromiinen, Tachydromiinen und Hybotinen. Da eine Darstellung, die der Vielfalt der Empididen auch nur einigermaßen gerecht werden könnte, weit

über den gesteckten Rahmen der vorliegenden Arbeit hinausgehen müßte und auch zusätzliche Untersuchungen erfordern würde, soll hier nur auf einige Feststellungen hingewiesen werden, die vielleicht zu eingehenderen Untersuchungen anregen können.

In der Ausbildung des Postcervicale kommt *Empis* (Tafel VIII, Fig. 25) dem mutmaßlichen Grundplan nahe. Bei *Wiedemannia*, *Dolichocephala*, *Chelifera* und *Phyllodromia* ist es in seiner Größe reduziert, und auch die Verbindung mit dem Proepisternum kann zurückgebildet sein. Wie bei *Wiedemannia* festgestellt wurde, scheint ein Zusammenhang zwischen der Reduktion der Größe des Postcervicale, dem Fehlen der Postcervikalleiste und der Verlagerung eines Muskelansatzes (Muskel 4) auf das zweite Laterocervicale zu bestehen. Nach dem Skelett zu schließen, dürften bei den anderen drei Gattungen und auch bei *Trichopeza*, also bei allen berücksichtigten Clinocerinae und Hemerodromiinae, in dieser Hinsicht im Prinzip die gleichen Verhältnisse herrschen. Wenn die bei *Empis* gegebenen Verhältnisse tatsächlich dem Grundplan entsprechen, ist die Übereinstimmung zwischen Clinocerinen und Hemerodromiinen eine Synapomorphie, sofern keine Parallelentwicklung vorliegt. Vielleicht ist dies eine Bestätigung für die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den beiden Unterfamilien, die Collin (1961) und Vaillant (1965) veranlaßte, beide zu einer Subfamilie, Hemerodromiinae, zu vereinigen (s. auch Bährmann 1960 und Krystopf 1961).

Das mediane Phragma Pro-/Mesonotum biegt sich im Grundplan seitlich auf und setzt sich in das laterale Phragma fort. Dies ist gegenüber den Dolichopodiden wahrscheinlich der plesiomorphe Zustand. Die Form des medianen Phragmas ist unterschiedlich; *Empis*, *Trichopeza* und *Hybos* kommen in dieser Hinsicht vermutlich dem Grundplan am nächsten.

Episternum und Basisternum des Prothorax sind bei *Trichopeza* und den untersuchten Ocydromiinen und Hybotinen durch eine breite Membran getrennt. In dieser Membran kann ein isoliertes kleines Sklerit liegen (Tafel IV, Fig. 14). Bei den übrigen berücksichtigten Empididen sind Basisternum und Episternum nahtlos miteinander verwachsen. Collin (1961) führt die Verschmelzung der beiden Teile als Merkmal zur Unterscheidung der Empidinae von den Hybotinae (incl. Ocydromiinae) an. Die Verhältnisse bei anderen Dipteren, vor allem bei Asiliden und *Rhagio*, machen es wahrscheinlich, daß die Verschmelzung der apomorphe Zustand ist. Offensichtlich hat dieser sich bei den Dipteren mehrmals und auch bei den Empidoidea mehr als einmal unabhängig herausgebildet. Es dürfte demnach nicht statthaft sein, die diesbezügliche Übereinstimmung zwischen den Dolichopodiden und einem Teil der Empididen als echte Synapomorphie und Hinweis auf nähere Verwandtschaft zu deuten.

Bei *Hybos* und *Ocydromia* schiebt sich zwischen das vordere Thorakalstigma und das Anamesepisternum ein Membranstreifen (Tafel III, Fig. 7 und 8); bei *Trichonomyia* sind die Verhältnisse ähnlich, aber die Membran ist ausgedehnter, umgibt das Stigma ringsum und reicht auch weiter ventrad. In dieser Hinsicht ähneln die untersuchten Vertreter der Hybotinae

und Ocydromiinae *Rhagio*, dessen vorderes Stigma in einer ausgedehnten Membran liegt. Ob die membranöse Ausbildung dieses Bezirks innerhalb der Empididen ein primitives oder ein abgeleitetes Merkmal ist, läßt sich ohne weitere Untersuchungen nicht entscheiden.

Die Scutoscutellarnaht (V-Naht) ist bei keiner der untersuchten Empididen als Einschnitt oder Einsenkung erhalten, sie fehlt demnach wahrscheinlich im Grundplan der Familie. (Tafel II—III; der Einschnitt vor dem „Scutellum“ ist die Transscutellarnaht.) Gegenüber dem Grundplan der Dolichopodiden ist dies ein apomorphes Merkmal.

Wiedemannia hat auf der Innenseite des Anamesepimerum, ventral an das Postnotum angrenzend, eine charakteristische Taschenbildung (Tafel XII, Fig. 45, T) in Form einer rings um eine ovale Öffnung herumlaufenden und zu dieser Öffnung hin geneigten Leiste. In Außenansicht wird dadurch innerhalb des Anepimerum ein Feld abgegrenzt (Tafel II, Fig. 5). Als Muskelansatz dient diese Leiste nicht; ihre Funktion dürfte die einer Versteifungsleiste sein, ähnlich wie dies für analoge Bildungen der Dolichopodiden angenommen wurde. Eine gleichartige Taschenbildung wie *Wiedemannia* haben auch *Dolichocephala* und *Trichopeza* (Tafel II, Fig. 4). Damit verhalten sich die drei untersuchten Gattungen, die nach herrschender Auffassung den Clinocerinae zugehören, in dieser Hinsicht einheitlich. Bei *Empis* (Tafel XII, Fig. 44; Außenansicht Tafel II, Fig. 3), *Hilara* (Empidinae) und *Phyllodromia* (Hemerodromiinae) befindet sich an der gleichen Stelle eine Leiste, die nach ihrer Lage und Form dem cranialen Teil der Tasche der Clinocerinae entsprechen dürfte. Der zweiten untersuchten Hemerodromiine, *Chelifera*, fehlt eine derartige Bildung. Ob die Leiste der Empidinae und von *Phyllodromia* als Vorstufe oder als Rückbildungsstadium der Tasche aufzufassen ist, ist ebenso ungewiß wie die Frage, ob das Vorhandensein dieser Bildungen ein plesiomorphes oder ein apomorphes Merkmal innerhalb der Familie darstellt. Am wahrscheinlichsten ist wohl die Annahme, daß eine Synapomorphie der Empidinae, Clinocerinae und Hemerodromiinae vorliegt und das Fehlen entsprechender Strukturen bei *Chelifera* die Folge einer Rückbildung ist. Bei den übrigen untersuchten Empididen fehlen Leisten- und Taschenbildungen, die mit den beschriebenen Strukturen in Verbindung gebracht werden könnten. Dagegen besitzen die untersuchten Platypeziden (*Platypeza modesta* Zetterstedt ♀ und *Callomyia amoena* Meigen ♂, nicht aber *Atelestus*, dessen systematische Stellung problematisch ist) eine Tasche in gleicher Art und Lage wie bei den Clinocerinae. Am wahrscheinlichsten ist, daß hier eine Konvergenzerscheinung vorliegt; allerdings kann beim gegenwärtigen Stand der Kenntnisse auch die entgegengesetzte Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß die Taschenbildung von gemeinsamen Vorfahren übernommen und bei der Mehrzahl der Nachkommen einschließlich der Dolichopodiden wieder zurückgebildet wurde.

Die Form der Meso- und der Metafurca ist im mutmaßlichen Grundplan, dem *Trichopeza* (Tafel XI, Fig. 37) am nächsten kommt, ähnlich wie bei den Dolichopodiden. Querleisten an den freien Dorsalkanten des Mesosternal-

grats treten häufiger auf (Tafel XI, QL). Die Form der metathorakalen Sternalapophysen ist sehr unterschiedlich (Fig. 35—40); anders als bei den Dolichopodiden ist ihre craniale Spitze gewöhnlich stärker ausgeprägt als die caudale. Die Mittelhüften liegen im Grundplan wie bei den Dolichopodiden nahe der Medianen. Bei *Tachypeza* sind sie weit auseinandergerückt (Tafel IV, Fig. 15), weniger weit bei *Platypalpus*, *Chelifera* und *Trichinomyia*. Bei *Tachypeza* sind auch die Hinterhüften von der Medianen entfernt, und die sklerotisierte Fläche zwischen ihnen dehnt sich craniad und anterolaterad auf Kosten der Postcoxalmembran (PCx₂) aus (vgl. Fig. 15 mit Fig. 14).

In der Zweiteilung des Metepisternum scheint der Grundplan der Empididen dem der Dolichopodiden zu ähneln. Unter den berücksichtigten Vertretern kommen *Trichopeza* (Tafel II, Fig. 4), *Empis* (Fig. 3; Tafel XII, Fig. 44) und *Hilara* diesem Grundplan offenbar am nächsten. Bei allen drei Gattungen — und wahrscheinlich auch im Grundplan — ist aber der ventrale Teil des Episternum relativ kleiner, und der ventrale Abschnitt der Intersegmentalleiste verstreicht vor Erreichen der Metapleuralleiste. (Bei *Trichopeza* und *Phyllodromia* erreicht auch der dorsale Abschnitt der Intersegmentalleiste die Pleuralleiste nicht.) Diese Abweichungen schränken die Übereinstimmung mit den Dolichopodiden ein, und es muß offen bleiben, ob die Zweiteilung des Episternum als eine Synapomorphie gewertet werden kann. Bei den übrigen untersuchten Empididen ist das ventrale Episternum caudal, unmittelbar vor der Pleuralleiste, noch weiter reduziert (Tafel II, Fig. 5—6; Tafel III). Geht die Intersegmentalleiste bis zur Pleuralleiste durch (alle Gattungen außer *Phyllodromia*), so erreicht ihre Basis diese knapp oberhalb des pleuralen Hüftgelenks, während die freie Kante aufgebogen ist und sich erst weiter dorsal mit der Pleuralleiste vereinigt (Tafel XII, Fig. 45). Hier herrschen demnach im Prinzip ähnliche Verhältnisse wie bei *Hydrophorus* (Fig. 43), bei dem aber die Intersegmentalleiste breiter ist und der Verlauf der freien Kante stärker von dem der Basis abweicht. Die Übereinstimmungen zwischen *Hydrophorus* und den Empididen beruhen zweifellos auf Konvergenz.

Die Intersegmentalleiste Meso-/Metathorax ist bei *Hybos* im Postcoxal-Praecoxal-Bereich zurückgebildet, und der Promotor der Hinterhüfte (Muskel 47), der im Grundplan an dieser Leiste entspringt, hat seinen Ursprung auf die Unterseite (Ventral- und Caudalfläche) der Leiste 1. L verlagert. Die Leiste 1. L ist ziemlich breit (Tafel XI, Fig. 39) und bietet dem Muskel eine ausgedehnte Ansatzfläche. Vielleicht besteht ein Zusammenhang mit der Ausbildung der Hinterbeine zu Raubbeinen. Im Bau des Skeletts sind bei den untersuchten Ocydromiinen und Tachydromiinen im Grundsätzlichen die gleichen Verhältnisse wie bei *Hybos* gegeben, indem auch hier eine Trennwand zwischen dem Praecoxalraum des Metathorax und dem Raum unter der Leiste 1. L fehlt. Bei *Trichinomyia* und *Platypalpus*, die als Vertreter der beiden Unterfamilien darauf untersucht wurden, entspringt der genannte Muskel ebenfalls an der Leiste 1. L. Hier scheint demnach eine Synapomorphie der Hybotinae, Ocydromiinae und Tachydromiinae vorzu-

liegen. Die beiden ersten Unterfamilien faßt Collin (1961) unter dem Namen Hybotinae zusammen. Daß auch die Tachydromiinae dieser Verwandtschaftsgruppe angehören, nehmen Bährmann (1960) und Krystoph (1961) auf Grund von Synapomorphien im Bau des Hypopygiums und der Mundwerkzeuge an.

Einen Beitrag zur Stellung der Gattung *Atelestus* [= *Platycnema*], die entweder den Empididen (Hybotinae oder Ocydromiinae) oder den Platypeziden zugerechnet wird, kann die vorliegende Untersuchung nicht liefern. Soweit an dem spärlichen verfügbaren Material (2♂♂, 1♀) festgestellt werden konnte, ist die für die Empidoidea charakteristische Leiste 1. L nicht in gewohnter Weise vorhanden. Es erscheint aber nicht unmöglich, den Skelettbau in der Postcoxal-Praecoxal-Gegend des Meso-/Metathorax von den Verhältnissen abzuleiten, die bei den Hybotinen und Ocydromiinen vorliegen. Wenn die Intersegmentalleiste wie bei diesen zurückgebildet ist, kann eine einwandfreie Deutung einer etwa vorhandenen Leiste 1. L schwierig sein. Im übrigen Bau des Thorax wurden bei *Atelestus* keine Übereinstimmungen mit den Empididen oder den Platypeziden festgestellt, die zweifelsfrei als Synapomorphien gedeutet werden könnten. Vielleicht ließen sich aber durch die Untersuchung weiteren Materials und die Einbeziehung der Muskulatur in den Vergleich Indizien für die Beantwortung der Frage in der einen oder der anderen Richtung finden.

V. Die Hals- und Thorakalmuskulatur von Dolichopodiden und Empididen

In der folgenden Aufstellung werden alle Muskeln behandelt, die bei der Untersuchung von Dolichopodiden und Empididen im Hals und im Thorax festgestellt wurden. Von den Beinmuskeln sind nur diejenigen berücksichtigt, deren Ursprung sich proximal von der Coxa, im Rumpf, befindet.

Die Arten und Geschlechter, an denen die wiedergegebenen Beobachtungen gemacht wurden, sind jeweils aufgeführt. Ist nur der Gattungsname genannt, so beziehen sich die Angaben auf *Argyra auricollis* ♀, *Hydrophorus praecox* ♀, *Sciapus platypterus* ♀, *Empis borealis* ♂, *Wiedemannia ouedorum* ♀ oder *Rhagio scolopaceus* ♂. Wird „*Wiedemannia* ♂“ genannt, so bedeutet dies nicht, daß beim Weibchen abweichende Verhältnisse herrschen, sondern lediglich, daß vom Weibchen zu dem betreffenden Muskel keine ausreichend gesicherten Beobachtungen vorliegen.

Am Ende der Besprechung jedes Muskels ist in Kleindruck eine Liste von Bezeichnungen angefügt, die andere Autoren für homologe Muskeln benutzten. Die berücksichtigten Angaben der zitierten Autoren betreffen die folgenden Objekte:

Snodgrass (1935): Insekten allgemein;

Bonhag (1949): *Tabanus* (Tabanidae);

Maki (1938): *Ctenacroscelis* (Tipulidae), *Ptecticus* (Stratiomyidae), *Lathyr-ophthalmus* (Syrphidae), *Calobata* (Micropezidae), *Orthellia* (Muscidae);

Mickoleit (1962): *Tipula* (Tipulidae);

Mickoleit (1969): Vertreter zahlreicher Familien der Dipteren und verwandter Ordnungen;

Miller (1950): *Drosophila* (Drosophilidae);

Ritter (1911): *Calliphora* (Calliphoridae);

Smart (1959): *Anisopus* (Anisopodidae);

Zalokar (1947): *Drosophila* (Drosophilidae).

Um die Benutzung der zitierten Arbeiten zu erleichtern, werden zusätzlich zu den Namen auch die von den Autoren benutzten Nummern oder Kurzbezeichnungen angegeben, außer bei Maki (1938), der für homologe Muskeln bei verschiedenen Dipteren verschiedene Nummern gebraucht. Ist die Homologisierung unsicher, so steht hinter der Zahl oder Kurzbezeichnung ein Fragezeichen. Soweit für die Homologisierung die Angaben eines anderen als des jeweils zitierten Autors herangezogen wurden, ist der Gewährsmann in Klammern hinter dem Namen des Muskels angegeben.

1. Medialer dorsaler Längsmuskel Kopf/Thorax

Argyra (Tafel VI, Fig. 19), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Mehrere Bündel, die sich teilweise mit denen des entsprechenden Muskels der anderen Körperseite überkreuzen. Ursprung am medianen Phragma Pro-/Mesonotum, Insertion am dorsalen Cervicale.

Snodgrass A

Bonhag 2 (partim: a, b) lateral dorsal muscle of the head and prothorax

Maki median dorsal muscle

Mickoleit (1962) 1 M. levator capitis prophragmatalis

Miller 20 dorsal cervical muscle

Zalokar cd4 muscle cervical dorsal

2. Erster lateraler dorsaler Längsmuskel Kopf/Thorax

Argyra (Tafel VI, Fig. 19), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Verbindet das dorsale Cervicale mit dem Caudalwinkel des Humeralcallus. Ansatz im Bereich des Humeralcallus unterschiedlich: an einem kleinen Apodem an der Außenwand (*Argyra*, *Hydrophorus*), breit an der Außenwand (*Wiedemannia*) oder an einer von der Praescutalleiste ausgehenden Apophyse (*Empis*).

Snodgrass A

Bonhag 2 (partim: c) lateral dorsal muscle of the head and prothorax

Maki lateral dorsal muscle

Miller 23 ? dorsal cervical muscle

Zalokar cd2 muscle cervical dorsal

3. Zweiter lateraler dorsaler Längsmuskel Kopf/Thorax

Argyra (Tafel VI, Fig. 19), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung am lateralen Phragma Pro-/Mesonotum (*Empis*) oder am Dach des Mesonotum (die übrigen), Insertion mit Sehne am dorsalen Cervicale.

Snodgrass A

Bonhag 2 (partim: d) lateral dorsal muscle of the head and prothorax

Maki lateral dorsal muscle

Miller 23 ? dorsal cervical muscle

Zalokar cd1 muscle cervical dorsal

4. Cervikaler Muskel des Kopfes

Argyra (Tafel VI, Fig. 21; Tafel VIII, Fig. 24), *Hydrophorus*: Ursprung am Caudalrand des zweiten Laterocervicale und am Postcervikalapodem, Insertion an der Postoccipitalleiste. *Empis* (Tafel VIII, Fig. 25), *Hybos*: Ursprung am Caudalrand des zweiten Laterocervicale und am Postcervicale (Postcervikalleiste bei *Empis*). *Wiedemannia* (Fig. 26): Ursprung nur am zweiten Laterocervicale, dessen Caudalrand dorsal über das reduzierte Postcervicale hinausragt.

Bei *Rhagio* und (nach Bonhag) *Tabanus* entspringt der Muskel nur am zweiten Laterocervicale. Damit verglichen dürften die Verhältnisse bei den Dolichopodiden, *Empis* und *Hybos* (Grundplan der Empididae?) apomorph sein. Das Verhalten von *Wiedemannia* ist vielleicht als Reduktionserscheinung zu deuten. Sollte zwischen den Dolichopodiden und dem Grundplan der Empididen Synapomorphie vorliegen, so wäre allerdings noch offen, ob diese auf die beiden Familien beschränkt ist, da die Muskulatur weiterer in Frage kommender Familien (z. B. der Asiliden) noch nicht untersucht wurde.

Bonhag 3 und 4 cervical muscles of the head

Maki anterior intersegmental tergo-sternal muscles

Mickoleit (1962) 2 M. cervico-postoccipitalis medialis

Miller 24 lateral cervical muscle

Zalokar cd5 muscle cervical dorsal

5. Medialer protergaler Muskel des zweiten Cervicale

Argyra (Tafel VI, Fig. 20; Tafel VII, Fig. 23), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Verbindet die mediale Leiste des zweiten Laterocervicale mit der Anteroventralfäche des medianen Phragmas Pro-/Mesonotum.

Die Ansatzstelle des Muskels am Prothorax ist bei den Brachyceren nicht konstant. Gewöhnlich befindet sie sich weiter lateral im Bereich des Humeralcallus (Maki, Zalokar, eigene Beobachtungen an *Rhagio*). Bei *Tabanus* setzt der Muskel an der Pleuralleiste an (Bonhag); dies dürfte ein abgeleitetes Merkmal sein. Der Ansatz am medianen Phragma bei den untersuchten Empididen und Dolichopodiden ist offensichtlich ebenfalls apomorph; ob hier eine auf die Empidoidea beschränkte Synapomorphie vorliegt, läßt sich ohne die Kenntnis der Muskulatur verwandter Familien nicht entscheiden.

Bonhag 8 inner pleural muscle of the second cervical sclerite

Maki anterior internal tergo-sternal muscles

Miller 22 dorsal cervical muscle (Zalokar 1947)

Zalokar cd3 muscle cervical dorsal

6. Lateraler protergaler Muskel des zweiten Cervicale

Argyra (Tafel VI, Fig. 20; Tafel VII, Fig. 23), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung am Dach des Antep pronotum, Insertion am Posterodorsalwinkel der lateralen Leiste des zweiten Laterocervicale (bei *Hydrophorus* an einem Fortsatz, in den der Posterodorsalwinkel ausgezogen ist).

Zwischen den Insertionsstellen dieses und des folgenden Muskels (7) befindet sich die Gelenkung des Cervicale mit dem Proepisternum. Die beiden Muskeln wirken vermutlich antagonistisch als Rotatoren des Cervicale.

B o n h a g 5 protergal muscle of the second cervical sclerite

M a k i anterior external tergo-sternal muscle

M i l l e r 21 dorsal cervical muscle

7. Propleuraler Muskel des zweiten Cervicale

Argyra (Tafel VI, Fig. 21; Tafel VII, Fig. 23), *Hydrophorus*: Ursprung lateral von Muskel 6, im Bereich des Anaproepisternum; Insertion an der Lateralfläche der lateralen Leiste des zweiten Laterocervicale, cranial von dem Gelenk, das das Cervicale mit dem Episternum bildet. *Empis*, *Wiedemannia*: Der Ursprung greift auf das Antep pronotum über.

Zur Funktion s. unter Muskel 6.

B o n h a g 9 outer pleural muscle of the second cervical sclerite

M a k i anterior external tergo-sternal muscle

8. Ventrale Längsmuskeln Kopf/Thorax

Zwei Muskeln mit Ursprung an der Prosternalapophyse und Insertion am Tentorium (a) bzw. im Bereich der Subgenalbrücke der Kopfkapsel (b). *Argyra* (Tafel VI, Fig. 19): a ist einteilig; b ist zweiteilig, entspringt medioventral von a und inseriert am Rand der Kopfkapsel. *Hydrophorus*: b ist einteilig, entspringt weiter dorsolateral als a (ebenfalls einteilig, aber schwächer) und inseriert am Rand der Kopfkapsel. *Sciapus*: b (einteilig) entspringt medioventral von a (zweiteilig) und inseriert an gleicher Stelle wie bei *Argyra* und *Hydrophorus*. *Empis*: a ist zweiteilig; b (einteilig) entspringt zwischen den beiden Bündeln von a, zieht weit in den Kopf hinein und inseriert an einem unpaaren Höcker an der Kopfkapselwandung. *Wiedemannia*: Nur a (zweiteilig) vorhanden. *Rhagio*: Wie bei *Empis*.

Wie aus dem Obenstehenden ersichtlich, verhalten sich die untersuchten Vertreter, auch die Dolichopodiden, hinsichtlich der Aufteilung der Muskeln in Bündel und der Lage der Ursprungsstellen verschieden. Die vorliegenden Ergebnisse reichen jedoch nicht aus, um beurteilen zu können, ob diese Unterschiede für die Systematik nutzbar zu machen sind. Es kann nicht einmal mit Sicherheit gesagt werden, ob die Individuen einer Art sich einheitlich verhalten. Diese Muskeln oder ihre Sehnen reißen bei der Präparation leicht ab, und die obigen Angaben zu den einzelnen Arten konnten sich immer nur auf wenige (höchstens drei) Individuen gründen, bei denen die Präparation gelang.

Snodgrass H

Bonhag 10 und 11 ventral longitudinal muscles

Maki long internal ventral muscles

Mickoleit (1962) 4 M. depressor capitis furcalis medialis

Miller 27 ventral cervical muscle

Zalokar cv1 muscle cervical ventral

9. Prosternale Muskeln des zweiten Cervicale

Argyra (Tafel VI, Fig. 20), *Hydrophorus*, *Sciapus*, *Empis*, *Wiedemannia* ♂: Ein oder (*Argyra*, *Sciapus*) zwei Muskelbündel, die den Posteromedialwinkel des zweiten Laterocervicale mit der Prosternalapophyse verbinden.

Snodgrass H

Bonhag 6 und 7 prosternal muscles of the second cervical sclerite

Maki lateral or ordinary external ventral muscle

Mickoleit (1962) 5 M. depressor capitis furcalis lateralis

Miller 25 und 26 ventral cervical muscles

Zalokar cv2 muscle cervical ventral

10. Ventraler Längsmuskel des Prothorax

Argyra (Tafel VI, Fig. 19), *Hydrophorus*, *Sciapus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ein schwacher Muskelstrang, der von der Prosternalapophyse zum Lateralrand des Praesternum (*Argyra*, *Sciapus*) oder zur benachbarten Halshaut (bei *Empis* lateral vom Caudalende des Praesternum) zieht. Bei *Wiedemannia* und *Hydrophorus* konnte die genaue Stelle des vorderen Ansatzes nicht ermittelt werden.

Snodgrass H

Maki median external ventral muscle

Mickoleit (1962) 17 M. sterno-furcalis

11. Cervikaler Promotor der Procoxa

Argyra (Tafel VIII, Fig. 24), *Sciapus*, *Hydrophorus*, *Dolichopus unguatus* ♂, *D. urbanus* ♀: In ein stärkeres mediales und ein schwaches laterales Bündel gesondert, die gemeinsam an der Cranialseite des Gelenkkopfes der Vorderhüfte inserieren. Das mediale Bündel entspringt am Posteromedialwinkel des zweiten Laterocervicale, das laterale am Postcervicale nahe dessen medialem Ende (*Argyra*, *Sciapus*, *Dolichopus*) oder ebenfalls am zweiten Laterocervicale (*Hydrophorus*). *Empis* (Fig. 25): Ursprung größtenteils am Postcervicale, abgesehen von den am meisten medial gelegenen Fasern, die am zweiten Laterocervicale ansetzen. Zieht parallelfaserig zur Procoxa und inseriert dort an der Basicosta. *Wiedemannia* (Fig. 26): Ursprung ausschließlich am Postcervicale.

Der Muskel entspringt bei *Rhagio* teils am Postcervicale, teils am Posteromedialwinkel des zweiten Laterocervicale oder der angrenzenden Membran. Für *Tabanus* wird nur das Postcervicale als Ansatzfläche angegeben (Bonhag). Maki unterscheidet bei den von ihm untersuchten Dipteren nicht zwischen den beiden Cervikalskleriten. *Drosophila* scheint kein Postcervicale zu besitzen; dementsprechend wird das zweite Latero-

cervicale als Ursprungsfläche angegeben (Zalokar). Ohne weitere Untersuchungen ist es unmöglich, zu entscheiden, welches der primitivste Zustand ist und ob die Lage des Ursprungs dieses Muskels für die Systematik nutzbar gemacht werden kann. Bei den Dolichopodiden dürften wohl die bei der Mehrheit angetroffenen Verhältnisse dem Grundplan der Familie entsprechen und der abweichende Ursprung des lateralen Bündels von *Hydrophorus* eine Autapomorphie darstellen.

Snodgrass K (Maki 1938) oder M (Zalokar 1947) ?

Bonhag 17 postcervical promotor of the coxa

Maki anterior cervical sternal promotor of the coxa

Miller 30 pleural promotor of first coxa

Zalokar pa9 muscle pleural antérieur

12. Sternal Promotor der Procoxa

Argyra (Tafel VII, Fig. 23), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung am Prosternalgrat, Insertion am cranialen Proximalrand (Basicosta) der Coxa (*Argyra*, *Empis*) oder an der angrenzenden Membran (*Hydrophorus*, wahrscheinlich auch *Wiedemannia*).

Der Muskel kann nach der Richtung seines Faserverlaufs nicht als Promotor, sondern nur als Adduktor oder Rotator wirken.

Snodgrass K

Bonhag 12 sternal promotor of the coxa

Maki ordinary sternal promotor of the coxa

Mickoleit (1962) 6 M. promotor coxae sternalis

Miller 31 sternal anterior rotator of first coxa

Zalokar b1 muscle pédieux

13. Sternal Remotor der Procoxa

Argyra (Tafel VII, Fig. 23), *Hydrophorus*, *Sciapus*, *Dolichopus urbanus* ♀: In drei Bündel gesondert: ein laterales deltaförmiges (a), ein mediales deltaförmiges (b) und ein craniales parallelfaseriges (c). Ursprung an der Caudalseite des Verschmelzungsprodukts von Propleuralarm und Prosternalapophyse, Insertion an der Caudalseite des Gelenkkopfes (a, b) und an der Merocosta (c) der Coxa. Der Ursprung von Bündel a ist wahrscheinlich ganz oder zum größeren Teil dem Pleuralarm zuzurechnen, derjenige der Bündel b und c der Sternalapophyse. Auf Grund der Lage ihrer Insertionsstellen und der Richtung ihres Faserverlaufs haben die drei Bündel offensichtlich verschiedene Funktion. Jeweils für sich allein betrachtet, dürften sie hauptsächlich als Remotor (a), Rotator (b) und Adduktor (c) wirken. *Empis*, *Wiedemannia*: Ein einziger großer deltaförmiger Muskel ohne erkennbare Sonderung in verschiedene Bündel.

Man kann sich vorstellen, daß die drei Bündel der Dolichopodiden sich aus einem einfachen Muskel, wie ihn die untersuchten Empididen besitzen, herausdifferenziert haben. Ob die phylogenetische Entwicklung sich tatsächlich in dieser Weise vollzogen hat, muß allerdings offen bleiben.

Bei *Rhagio* sind zwei Bündel zu unterscheiden, die nach ihrer Lage und mutmaßlichen Funktion den Bündeln a und b + c entsprechen. Bei *Tabanus*

unterscheidet Bonhag drei Bündel, die er zwei Muskeln zurechnet. Vielleicht besteht ein Zusammenhang zwischen dem Grad der Differenzierung des Muskels und der Fähigkeit, mit den Vorderbeinen kreisende Bewegungen auszuführen, die bei *Rhagio* und den Tabanidenweibchen Tastbewegungen, bei den Dolichopodiden Teil des Paarungsverhaltens sind.

Snodgrass L.

Bonhag 13 und 15 sternal and pleural remotors of the coxa

Maki ordinary sternal remotors of the coxa

Mickoleit (1962) 7 M. remotor coxae furcalis

Miller 32 sternal posterior rotator of first coxa

Zalokar b3 muscle pédieux

14. Pleuraler Muskel der Procoxa

Argyra (Tafel VI, Fig. 20), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung an der Cranialfläche des Verschmelzungsprodukts von Propleuralarm und Prosternalapophyse und an der Außenwand des Anaproepisternum, Insertion an der Lateralseite des Gelenkkopfes der Coxa. Die mediale Begrenzung der Ursprungsfläche entspricht vermutlich ungefähr der Grenze zwischen Pleuralarm und Sternalapophyse.

Snodgrass M

Bonhag 16 pleural abductor of the coxa

Maki pleural abductors of the coxa

Mickoleit (1962) 9 M. abductor coxae pleuralis

Miller 28 tergopleural promotor of first coxa

Zalokar pa8 muscle pleural antérieur

15. Sternal Adduktor der Procoxa

Empis ♂♀, *Wiedemannia* ♂: Ursprung an der Cranialfläche von Prosternalapophyse + Propleuralarm, medial von Muskel 14; Insertion am medialen Proximalrand der Coxa. Die Ursprungsfläche ist vermutlich der Sternalapophyse zuzurechnen.

Bei den untersuchten Dolichopodiden (*Argyra*, *Hydrophorus*, *Sciapus*) wurde in entsprechender Lage kein Muskel festgestellt. Man muß annehmen, daß der sternale Adduktor bei ihnen zurückgebildet ist. Seine Funktion übernimmt Muskel 13c, vielleicht im Zusammenwirken mit Muskel 12. Bei *Rhagio* ist der Muskel in gleicher Lage vorhanden wie bei *Empis* und *Wiedemannia*.

Snodgrass N

Bonhag 14 sternal adductor of the coxa

Maki ordinary sternal promotor of the coxa

Mickoleit (1962) 8 M. adductor coxae furcalis

Miller 33 sternal adductor of first coxa

16. Extracoxaler Depressor des Protrochanter

Argyra (Tafel VII, Fig. 23; Tafel X, Fig. 30), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Zwei Äste, ein längerer (a) und ein kürzerer (b; nicht abgebildet).

a entspringt an einer Leiste, die etwa der Dorsalgrenze des Anapropisternum folgt, b an der Ventralkante des Verschmelzungsprodukts von Propleuralarm und Prosternalapophyse.

Ast b entspricht dem sternalen Ast des Grundschemas; seine Ursprungsfläche gehört offenbar zur Sternalapophyse. a könnte nach der Lage seines Ursprungs als der pleurale oder als der tergale Ast des Grundschemas gedeutet werden. Wahrscheinlicher ist die Homologisierung mit dem pleuralen Ast, da die von Maki (1938) und Mickoleit (1962) untersuchten Tipuliden zwar zwei pleurale, aber keinen tergalen Depressor besitzen.

Snodgrass P

Bonhag 19 (partim: b, a) depressor of the trochanter

Maki tergal, pleural, and sternal depressors of the trochanter

Mickoleit (1962) 10 und 12 Mm. depressores trochanteris pleuralis cranialis et furcalis

Miller 34 extracoxal depressor of trochanter

Zalokar dv5 und b2 muscles dorsoventral et pédieux

17. Medialer dorsaler Längsmuskel des Mesothorax

Argyra (Tafel X, Fig. 30), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ansatz einerseits am anteromedialen Teil des Scutum, andererseits an Postnotum und Phragma Meso-/Metanotum. Bei *Hydrophorus* erstreckt sich der vordere Ansatz auch auf die Caudalfläche des medianen Phragmas Pro-/Mesonotum (Autapomorphie).

Snodgrass mA

Bonhag 27 longitudinal dorsal muscle

Maki median dorsal muscles

Mickoleit (1962) 29 M. dorsalis rectus

Miller 45 dorsal median muscles

Ritter mm Musculus dorsalis

Smart 1 dorsal longitudinal (indirect flight) muscle

Zalokar ld1 muscle longitudinal dorsal

18. Lateraler dorsaler Muskel des Mesothorax

Argyra (Tafel X, Fig. 30), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Zieht vom hinteren Teil des Scutum zum lateralen Teil des Phragmas Meso-/Metanotum.

Snodgrass lA

Bonhag 28 oblique dorsal muscle

Maki lateral dorsal muscle

Mickoleit (1962) 30 M. dorsalis obliquus

Miller 46 lateral oblique dorsal muscles

Ritter dvIII Musculus dorso-ventralis tertius

Smart 2 oblique dorsal (indirect flight) muscle

Zalokar ld2 muscle longitudinal dorsal

19. Vorderer Dorsoventralmuskel des Mesothorax

Argyra (Tafel X, Fig. 30), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Zieht vom Scutum, cranial der Intrascutalquerleiste, zum Boden des „Sternopleuron“.

Snodgrass C

Bonhag 29 first dorsoventral muscle
 Maki anterior tergo-sternal muscle
 Mickoleit (1962) 27 M. sterno-notalis
 Miller 47 tergo-sternal muscles
 Ritter dvI Musculus dorso-ventralis primus
 Smart 4 tergo-sternopleural (indirect flight) muscle
 Zalokar dv 1-3 muscle dorso-ventral

20. Vorderer tergaler Muskel des Basalare im Mesothorax

Argyra (Tafel IX, Fig. 27), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Verbindet das Basalarapodem mit der Basis der Praescutalleiste.

Snodgrass 1B (Mickoleit 1969) oder 1E' (Smart 1959) ?

Bonhag 31 anterior tergal muscle of the basalare
 Maki second ordinary tergo-pleural muscle
 Mickoleit (1962) 44 M. scuto-basalaris cranialis
 Mickoleit (1969) 1 Basalare-Praealare-Muskel
 Miller 49 muscle of prealar apophysis
 Ritter mbI Musculus abductor alae primus
 Smart 8a anterior episternal basalar muscle
 Zalokar pa4 muscle pleural antérieur

21. Hinterer tergaler Muskel des Basalare im Mesothorax

Argyra (Tafel IX, Fig. 27), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung am Basalarapodem, Insertion mit langer Sehne an einem Apodem des Scutum (Synapomorphie der Brachyceren, nach Mickoleit 1969).

Snodgrass 2B (Smart 1959)

Bonhag 32 posterior tergal muscle of the basalare
 Maki first ordinary tergo-pleural muscle
 Mickoleit (1962) 45 M. scuto-basalaris caudalis
 Mickoleit (1969) 2 Basalare-Scutum-Muskel
 Ritter mg Musculus gracilis
 Smart 7a (= 8c) tergo-basalar muscle
 Zalokar pa5 muscle pleural antérieur

22. Muskel des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes

Argyra (Tafel IX, Fig. 28), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung am pleuralen Flügelgelenkfortsatz cranial der Pleuralleiste, Insertion mit Kappensehne an einem hakenförmigen Apodem der Praescutalleiste.

Snodgrass 3B

Bonhag 42 tergal muscle of the pleural wing process
 Maki third ordinary tergo-pleural muscle
 Mickoleit (1962) 42 M. pleuro-tergalis condylaris
 Mickoleit (1969) 3 Pleuralleiste-Subtegula-Muskel
 Miller 52 basalar muscle
 Ritter ma Musculus anonymus
 Smart 7b tergo-pleurosulcal muscle
 Zalokar pa6 muscle pleural antérieur

23. Muskeln des hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatzes

Argyra auricollis ♀ (Tafel IX, Fig. 27—28): Drei Muskeln, die am hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatz inserieren: a mit Ursprung an Pleuralleiste und Anepimeralleiste, b mit Ursprung am Anepimerum unmittelbar oberhalb der Anepimeralleiste; c entspringt an der Pleuralleiste und der Außenwand des Anepisternum und inseriert mit langer Sehne. *Argyra auricollis* ♂ (Fig. 29): Alle drei Muskeln sind stärker entwickelt als beim Weibchen: a ist länger und entspringt an der Außenwand des Katepimerum; die Ursprungsflächen von b und c sind ausgedehnter. *Argyra diaphana*: Geschlechtsdimorphismus wie bei *A. auricollis*. *Hydrophorus* ♂♀: Ohne Geschlechtsdimorphismus. b fehlt; im übrigen wie bei *Argyra* ♀. *Dolichopus urbanus* ♂♀ und *D. unguulatus* ♂♀: Drei Muskeln ähnlich wie bei *Argyra* ♀; kein Geschlechtsdimorphismus. Bei *D. unguulatus* ist die Anepimeralleiste und damit die Ursprungsfläche von a verbreitert. *Sciapus* ♂♀: Kein Geschlechtsdimorphismus nach Art von *Argyra*. Außer a, b (Homologisierung unsicher) und c ist ein vierter Muskel (d) vorhanden, der an der Pleuralleiste entspringt und mit Sehne am Flügelgelenkfortsatz inseriert. *Empis*, *Wiedemannia* ♂: Zwei Muskeln, die den Muskeln a und c der Dolichopodiden entsprechen. a entspringt an der Anepimeralleiste, bei *Empis* auch an der Pleuralleiste; der Ursprung von c beschränkt sich auf die Außenwand des Anepimerum. *Rhagio*: Zwei Muskeln, die a und c entsprechen. c entspringt wie bei den Dolichopodiden sowohl an der Außenwand als auch an der Pleuralleiste.

Bei allen untersuchten Arten inserieren die Muskeln ausnahmslos am hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatz. Bei anderen Dipteren (z. B. *Tipula* nach Mickoleit 1962, *Tabanus* nach Bonhag) können sie ausschließlich oder teilweise am vierten Pterale ansetzen.

Die Verhältnisse bei Dolichopodiden und Empididen lassen sich am besten erklären, wenn man die zwei Muskeln von *Rhagio* als plesiomorphen Ausgangspunkt betrachtet. Von diesem weichen die Dolichopodiden (außer *Hydrophorus*) darin ab, daß die Zahl der Muskeln auf 3 oder 4 vergrößert wurde. b ist offensichtlich von a abgespalten worden (bei *Sciapus* auch?); von welchem Muskel der vierte (d) von *Sciapus* abstammt, ist unbekannt. Die Verhältnisse bei den untersuchten Empididen lassen sich durch Rückbildung des Ursprungs von c an der Pleuralleiste erklären.

Der bei *Argyra* festgestellte Geschlechtsdimorphismus ist vom funktionsmorphologischen Standpunkt interessant. Die Männchen dieser Gattung zeichnen sich durch schnellen Flug mit häufigem Richtungswechsel aus. Daß gerade in diesem Fall die Muskeln des hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatzes besonders stark entwickelt sind, macht eine Bedeutung dieser Muskeln für die Änderung der Flugrichtung wahrscheinlich. Die Verlagerung der ursprünglich am Scutum gelegenen Insertion auf den Gelenkfortsatz oder das vierte Pterale ist nach Mickoleit (1969) eine Synapomorphie der Mecopteren und Dipteren. Vielleicht wurde damit eine der wichtigsten Voraussetzungen für die bei den Dipteren weit verbreitete Fähigkeit zur schnellen Richtungsänderung geschaffen.

Snodgrass 4B? (Mickoleit 1966, 1968)

Bonhag 36-38 pleural muscles of the fourth axillary sclerite and the posterior notal wing process

Maki muscles of the fourth axillary

Mickoleit (1962) 38-40 Mm. pleuro-metapterales

Mickoleit (1969) 5 Pleuralleiste-tergaler Gelenkfortsatz-Muskel = Pleuralleiste-Scutum-Muskel

Miller 57 und 58 subalar muscle and muscles of fourth axillary or axillary cord

Ritter md und msII Musculi adductor alae et supinator alae secundus

Smart 9ci (= 7c) und 9cii axillary muscle of 4 th sclerite

Zalokar pp 1-3 muscles pleuraux postérieurs

24. Muskeln des ersten Pterale im Mesothorax

Argyra (Tafel IX, Fig. 27), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Zwei Muskeln mit getrennter Insertion am ersten Pterale: a entspringt am Anepisternum, b an der Caudalfläche der Pleuralarmbasis.

Muskel a ist nach Mickoleit (1969) eine Neubildung (Synapomorphie) der Dipteren.

Snodgrass 4B (Mickoleit 1966)

Bonhag 34 pleural muscle of the first axillary sclerite

Maki muscles of the first axillary

Mickoleit (1962) 33 und 34 Mm. pleuro-propterales

Mickoleit (1969) 4 Anepisternum - 1. Pterale-Muskel und Pleuralarm - 1. Pterale-Muskel = Derivate des Pleuralarm-Scutum-Muskels

Miller 53 und 56 muscles of first axillary

Ritter meI Musculus levator alae primus (in Fig. 6 als meII Musculus levator alae secundus)

Smart 9ai und 9aii axillary muscle of 1st sclerite

Zalokar pa1 und pp5 muscles pleuraux antérieur et postérieur

25. Muskel des dritten Pterale im Mesothorax

Argyra (Tafel IX, Fig. 28), *Hydrophorus*, *Sciapus*, *Dolichopus urbanus* ♂♀, *Empis*, *Wiedemannia*, *Tachypeza nubila* ♀: Zwei Bündel, die mit gemeinsamer Sehne am dritten Pterale inserieren: a entspringt am Anepisternum caudal (*Dolichopodidae*, *Wiedemannia*) oder dorsolateral (*Empis*, *Tachypeza*) von Muskel 24a, b an der dem Anepimerum zugewandten Fläche der Pleuralleiste (bei *Hydrophorus* ♂♀ auf den Pleuralarm übergreifend).

Welche Lage des Ursprungs von Bündel a, caudal oder dorsolateral von 24a, primitiver ist, ist unbekannt. *Rhagio* nimmt in dieser Hinsicht eine Mittelstellung ein.

Snodgrass D

Bonhag 35 pleural muscle of the third axillary sclerite

Maki muscles of the third axillary

Mickoleit (1962) 35-37 Mm. pleuro-mesopterales

Mickoleit (1969) 6 und 7 Anepisternum - 3. Pterale-Muskel und Pleuralleiste - 3. Pterale-Muskel

Miller 54 und 55 muscles of third axillary

Ritter meII Musculus levator alae secundus (in Fig. 7 als meI Musculus levator alae primus) und msI Musculus supinator alae primus

Smart 9bi-iii axillary muscle of 3d sclerite

Zalokar pa2 und pp4 muscles pleuraux antérieur et postérieur

26. Pleuraler Muskel des Basalare im Mesothorax

Argyra (Tafel IX, Fig. 27), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Die ausgedehnte Ursprungsfläche befindet sich am Anepisternum cranial bis dorsal von Muskel 24a. Insertion an der Basis des Basalarapodems. *Tachypeza nubila* ♀: Ursprung dorsal von 24a; die die Ursprungsfläche cranial begrenzende Anepisternalleiste verläuft dort vertikal (Tafel III, Fig. 10).

Außer bei *Tachypeza* reicht die Ursprungsfläche des Muskels craniad bis nahe an die Propleuralleiste. Wahrscheinlich ist dies die Ursache der Reduktion des Proepimerum im dorsalen Teil. Die abweichenden Verhältnisse bei *Tachypeza* sind als eine Folge der starken Entwicklung der Muskulatur zur Bewegung der Procoxa im Zusammenhang mit der Ausbildung der Vorderbeine zu Raubbeinen zu verstehen.

Snodgrass 2E' (Smart 1959, Mickoleit 1962)

Bonhag 33 pleural muscle of the basalare

Maki sterno-basalar muscle

Mickoleit (1962) 31 M. praecoxo-basalaris

Miller 51 basalar muscle

Ritter mbII und mp Musculi abductor alae secundus et pronator alae

Smart 8b inferior episternal basalar muscle

Zalokar pa3 muscle pleural antérieur

27. Oberer Pleurosternalmuskel des Mesothorax

Argyra (Tafel X, Fig. 31), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Verbindet die Mesosternalapophyse mit dem dorsalen Pleuralarm.

Snodgrass G

Bonhag 40 anterior pleurosternal muscle

Maki first (or dorsal) furco-entopleural muscle

Mickoleit (1962) 47 M. furco-pleuralis dorsalis

Miller 59 pleurosternal muscle

Ritter m. Musculus latus

Smart 11a superior pleurosternal muscle

Zalokar spl muscle sterno-pleural

28. Unterer Pleurosternalmuskel des Mesothorax

Argyra (Tafel X, Fig. 31), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Geht von der Mesosternalapophyse aus und inseriert in einem Punkt zusammenlaufend am ventralen Pleuralarm.

Snodgrass G

Bonhag 41 posterior pleurosternal muscle

Maki second (or ventral) furco-entopleural muscle

Mickoleit (1962) 48 M. furco-pleuralis ventralis

Miller 60 pleurosternal muscle

Smart 11b inferior pleurosternal muscle

Zalokar-sp2 muscle sterno-pleural

29. Ventraler Längsmuskel Meso-/Metathorax

Argyra (Tafel X, Fig. 31), *Hydrophorus* (Tafel XI, Fig. 34), *Sciapus*, *Dolichopus urbanus* ♀, *Empis* (Fig. 36), *Wiedemannia*: Verbindet die Sternalapophyse des Mesothorax mit der des Metathorax.

Die Metasternalapophyse ist an der Ansatzstelle bei Dolichopodiden und Empididen meistens zu einer Spitze ausgezogen. Diese kann bei *Sciapus* mehr oder weniger zurückgebildet sein (individuelle Variabilität). Bei *Hydrophorus* wurde an dieser Stelle in keinem Fall ein Vorsprung festgestellt; wenn der Cranialrand der hier bogenförmigen Sternalapophyse eine Ecke aufweist (wie in Fig. 33—34; individuell variabel), so befindet sich diese näher der Basis.

Snodgrass H

Bonhag 43 ventral longitudinal muscle

Maki longitudinal ventral muscle (unter Metathorax)

Mickoleit (1962) 41 M. mesofurco-metafurcalis

Miller 62 ventral longitudinal muscle

Smart 3 sternal muscle (bei *Anisopus* nicht vorhanden)

Zalokar lvIII muscle longitudinal ventral

30. Hinterer Dorsoventralmuskel des Mesothorax (= tergaler Beinremotor)

Argyra (Tafel X, Fig. 30; Tafel XII, Fig. 42), *Hydrophorus*, *Sciapus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Zieht vom Mesonotum zum Meron. Die Ansatzfläche am Meron reicht bei den Dolichopodiden caudad bis zur vereinigten Intersegmental- und Metapleuralleiste und füllt bei *Hydrophorus* die Tasche, die durch den abweichenden Verlauf der Basis und der freien Kante der Intersegmentalleiste gebildet wird (Tafel XII, Fig. 43), vollständig aus. Bei den untersuchten Empididen läßt die Ansatzfläche vor der vereinigten Leiste einen Streifen frei; dieser entspricht der Breite von Muskel 49, der dort der Außenwand anliegt.

Snodgrass J

Bonhag 30 second dorsoventral muscle

Maki tergal remotor of the coxa

Mickoleit (1962) 28 M. remotor coxae tergalis

Miller 48 tergal remotors of coxa

Ritter dvII Musculus dorso-ventralis secundus

Smart 5 tergomerale (indirect flight) muscle

Zalokar dv6 muscle dorso-ventral

31. Sternal Promotor der Mesocoxa

Argyra, *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung am basalen Teil des Mesosternalgrats, Insertion an der medialen Hälfte des cranialen Proximalrands der Coxa. *Hydrophorus*: Wird anterodorsal durch Muskel 32 vom Sternalgrat auf die craniale der beiden Querleisten (QL, Tafel XI, Fig. 33) abgedrängt.

Snodgrass K

Bonhag 45 sternal promotor of the coxa

Maki ordinary sternal promotors of the coxa

Mickoleit (1962) 18 M. promotor coxae sternalis

Miller 64 sternal promotor of second coxa
 Smart 14a mesial (= medial) sternocoxal muscle
 Zalokar b1 muscle pédieux

32. Sternal Remotor der Mesocoxa

Argyra, *Empis*: Ursprung am Mesosternalgrat zwischen Muskel 31 und der freien Kante, Insertion am posteromedialen Proximalrand der Coxa. *Hydrophorus*: Der Ursprung greift auf die Ventralseite der Sternalapophysenbasis und die Dorsalseite der caudalen der beiden Querleisten (QL, Tafel XI, Fig. 33) über; am breiten (anterodorsalen) Ende drängt er den Promotor (Muskel 31) vom Sternalgrat ab. *Wiedemannia*: Der Ursprung dehnt sich vom Sternalgrat auf die caudale Medialseite der Sternalapophyse aus. Insertion nicht an der Coxa selber, sondern an der angrenzenden Membran.

Die Vergrößerung der Ursprungsfläche bei *Hydrophorus* und die damit zusammenhängende Ausbildung von Querleisten an den freien Dorsalkanten des Sternalgrats sind vielleicht eine Anpassung an die Fortbewegung auf der Wasseroberfläche.

Snodgrass L

Bonhag 44 sternal remotor of the coxa
 Maki ordinary sternal remotor of the coxa
 Mickoleit (1962) 19 (und 20 ?) M. remotor coxae furcalis dorsalis (und ventralis ?)
 Miller 65 sternal remotor of second coxa
 Smart 14b ? posterior sternocoxal muscle
 Zalokar b3 muscle pédieux

33. Extracoxaler Depressor des Mesotrochanter

Argyra (Tafel X, Fig. 30—31), *Hydrophorus*, *Wiedemannia*: Zwei Äste: ein tergaler (a) mit Ursprung am Scutum caudal der Intrascutalquerleiste; ein sternaler (b) mit Ursprung an der Mesosternalapophyse. Empidinae: Der tergale Ast fehlt bei *Empis borealis* ♂♀; bei den untersuchten *Rhamphomyia*-Arten und *Hilara* ist er vorhanden.

Nach Smart (1959) wurde der tergale Ast bei den Dipteren mehrmals in Parallelentwicklungen zurückgebildet.

Snodgrass P

Bonhag 46 (partim: a, b) depressor of the trochanter
 Maki tergal and sternal depressors of the trochanter
 Mickoleit (1962) 21 M. depressor trochanteris furcalis
 Miller 66 extracoxal depressor of trochanter
 Ritter tr trochanter muscle
 Smart 6 und 12 tergal (TDT muscle) and furcotrochanteral depressor of trochanter muscles (6 fehlt bei *Anisopus*)
 Zalokar dv5 und b2 muscles dorso-ventral et pédieux

34. Extracoxaler Levator des Mesotrochanter

Argyra (Tafel IX, Fig. 27), *Hydrophorus*, *Wiedemannia*: Ursprung an der Cranialfläche der Mesopleuralleiste. Empidinae: Der Muskel fehlt bei *Empis borealis* ♂♀ und den beiden untersuchten *Rhamphomyia*-Arten; bei *Hilara* ist er vorhanden, aber schwach entwickelt und auf den Bereich unterhalb des ventralen Pleuralarms beschränkt.

Eine Untersuchung weiterer Empidinae wäre von Interesse und könnte vielleicht einen Beitrag zur systematischen Gliederung der Unterfamilie liefern. Bei *Rhagio* fehlt der Muskel (konvergente Rückbildung).

Bonhag 47 (partim: a) dorsal levator of the trochanter
 Maki pleural levator of the trochanter
 Mickoleit (1962) 24 M. levator trochanteris pleuralis
 Miller 63 pleural remotor of second coxa
 Smart 13a 1st anterior levator of trochanter
 Zalokar pa7 muscle pleural antérieur

35. Occlusor des vorderen Thorakalstigmas

Argyra (Tafel VII, Fig. 23), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung an der Caudalfläche der Propleuralleiste (*Argyra*, *Hydrophorus*) oder am Übergang von dieser in die Außenwand des Stigmenfelds (*Empis*, *Wiedemannia*, bei letzterer an einem eigenen Apodem). Insertion an der Ventralseite des vom Stigma ausgehenden Tracheenstamms.

Bonhag 26 occlusor of the anterior thoracic spiracle
 Maki occlusor of the spiracle
 Miller 76 occlusor muscle of anterior spiracle
 Zalokar st muscle du stigmat

36. Dorsaler Muskel des Metathorax

Argyra (Tafel XIII, Fig. 46), *Hydrophorus*, *Sciapus*, *Dolichopus urbanus* ♂♀, *D. unguatus* ♂, *Empis* (Fig. 47), *Wiedemannia* (Fig. 48), *Rhagio*: Ein parallelfaseriger Muskel, der von der Caudalfläche des Phragmas Meso-/Metanotum dorsolaterad zum Postnotum zieht. Ist ein Metanotalapodem vorhanden (Dolichopodidae), so setzt er an dessen Spitze an.

Dieser Muskel, der nach seiner Lage mit dem medialen dorsalen Längsmuskel des Mesothorax homologisiert werden kann, war meines Wissens von Dipteren bisher nicht bekannt. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß er in ähnlicher Weise wie sein mesothorakales Homologon als indirekter Halterenmuskel und Antagonist des Dorsoventralmuskels (37) wirkt.

Snodgrass mA

37. Dorsoventralmuskel des Metathorax

Argyra (Tafel X, Fig. 30), *Hydrophorus*, *Sciapus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung in der Postcoxal-Praecoxal-Gegend des Meso-/Metathorax, an der Dorsalfläche der Leisten 1. L und (wenn vorhanden) 2. L (s. Tafel XII). Insertion am Metanotum zwischen dem vorderen und dem hinteren tergalen Halterengelenkfortsatz.

Snodgrass C
 Bonhag 56 dorsoventral muscle
 Maki anterior tergo-sternal muscle
 Mickoleit (1962) 60 M. sterno-notalis
 Miller 77 muscle of haltere
 Zalokar dv1 muscle dorsoventral

38. Tergaler Muskel des Basalare im Metathorax

Argyra, *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Zieht vom Phragma Meso-/Metanotum laterad zum Basalarapodem.

Snodgrass 2B (Mickoleit 1969: homolog mit Muskel 21)

Bonhag 59 tergal muscle of the basalare

Maki first ordinary tergo-pleural muscle

Mickoleit (1969) 2 Basalare-Scutum-Muskel

39. Muskel des pleuralen Halterengelenkfortsatzes

Argyra (Tafel XII, Fig. 42), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Zieht von einem Apodem, das sich am Basalare vor der Pleuralleiste befindet, dorsad zum Metanotum und inseriert dort caudal vom vorderen tergalen Halterengelenkfortsatz. Das genannte Apodem ist bei den beiden Dolichopodiden besonders auffallend, stabförmig (bei *Hydrophorus* gekrümmt, s. Fig. 43).

Snodgrass 3B

Bonhag 62 tergal muscle of the pleural wing process

Maki second ordinary tergo-pleural muscle

Mickoleit (1962) 64 M. pleuro-tergalis condylaris

Mickoleit (1969) 3 Pleuralleiste-Subtegula-Muskel

40. Hinterer Pleurotergalmuskel des Metathorax

Nur bei Dolichopodiden festgestellt. *Argyra* (Tafel X, Fig. 31; Tafel XIII, Fig. 46), *Hydrophorus*: Ein dünner Strang, der den Endabschnitt des dorsalen Pleuralarms mit der Spitze des Metanotalapodems verbindet. *Dolichopus unguulatus* ♂♀: Nicht als Muskel entwickelt; stattdessen zieht ein Bindegewebsstrang von der Spitze des reduzierten dorsalen Pleuralarms zur Ventralseite des Metanotalapodems.

Snodgrass 4B ?

Mickoleit (1962) 65 ? M. pleuro-tergalis cristae pleuralis

Mickoleit (1969) 4 ? Pleuralarm-Scutum-Muskel

41. Muskel des dritten Pterale im Metathorax

Argyra (Tafel XII, Fig. 42), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: In zwei Bündel gesondert, die nebeneinander an der Dorsalfläche der Anepisternalleiste entspringen und mit gemeinsamer Sehne am dritten Pterale inserieren.

Der Muskel entspringt bei *Rhagio* ebenfalls an der Anepisternalleiste, bei *Tabanus* (nach Bonhag) an der Pleuralleiste. Das abweichende Verhalten von *Tabanus* ist vermutlich apomorph, zumal auch hier die Anepisternalleiste vorhanden zu sein scheint (s. Bonhag 1949, Fig. 20).

Snodgrass D

Bonhag 60 pleural muscle of the third axillary sclerite

Maki halter muscle corresponding to the mesothoracic pleuro-axillary muscles

Mickoleit (1962) 63 M. pleuro-mesopteralis

Mickoleit (1969) 6 Anepisternum - 3. Pterale-Muskel

Zalokar pp2 muscle pleural postérieur

42. Pleurale Muskeln des Basalare im Metathorax

Zwei Muskeln, die am Basalarapodem inserieren, der vordere (a) mit langer Sehne. *Argyra* (Tafel XII, Fig. 42): Ursprung beider Muskeln an der Außenwand des dorsalen Episternum, unmittelbar oberhalb der Basis der Intersegmentalleiste. *Empis*, *Wiedemannia*: Der vordere Muskel entspringt an der Intersegmentalleiste lateral vom Stigmenmuskel (52), der hintere ebenfalls an der Intersegmentalleiste (*Empis*) oder an der Außenwand wie bei *Argyra* (*Wiedemannia*). Bei *Hydrophorus* konnte nur ein Muskel gefunden werden. Der andere ist wahrscheinlich auch vorhanden und wurde nur übersehen.

Rhagio und (nach Bonhag) *Tabanus* besitzen ebenfalls zwei Muskeln, *Tipula* (nach Mickoleit 1962) nur einen. Maki erwähnt bei den von ihm untersuchten Dipteren ebenfalls nur einen. Möglicherweise sind trotzdem zwei vorhanden, denn der vordere kann leicht übersehen werden, wenn er so schwach entwickelt ist und der Wandung des Episternum so flach anliegt wie bei *Empis* und *Wiedemannia*.

Snodgrass E'

Bonhag 57 und 58 pleural muscles of the basalare

Maki halter muscle corresponding to the mesothoracic sterno-basalar muscle

Mickoleit (1962) 61 M. pleuro-basalaris

Zalokar pa1, auch pp5 ? muscles pleuraux antérieur et postérieur

43. Muskel des Subalare im Metathorax

Argyra (Tafel XII, Fig. 42): Ursprung an der Dorsalfläche der Anepisternalleiste und der Basis des dorsalen Pleuralarms, Insertion an der Membran caudal vom pleuralen Halterengelenkfortsatz. *Empis* (Tafel XIII, Fig. 47), *Wiedemannia* (Fig. 48): Wesentlich länger als bei *Argyra*, Ursprung an der Caudalfläche der Pleuralleiste. Bei *Hydrophorus* konnte der Muskel nicht aufgefunden werden; es ist aber sehr unwahrscheinlich, daß er fehlt. Er ist vermutlich wie bei *Argyra* schwach entwickelt und wurde deshalb übersehen.

Maki unterscheidet zwischen einem Pleurosubalarmuskel (bei den von ihm untersuchten Brachyceren) und einem Coxosubalarmuskel (bei der Tipulide *Ctenacrosclis*). Mickoleit (1962) fand bei *Tipula* einen pleuralen Muskel, hält es aber für möglich, daß dieser dem Coxosubalarmuskel homolog ist. Seine diesbezügliche Diskussion läßt sich auch auf die Brachyceren anwenden; der Subalarmuskel von *Ctenacrosclis* ist demnach möglicherweise dem der Brachyceren homolog.

Snodgrass 1E'' oder 3E'' ?

Bonhag 61 pleural muscle of the subalare

Maki halter muscle corresponding to the mesothoracic pleuro-subalar muscle (? and coxo-subalar muscle — s. oben)

Mickoleit (1962) 62 M. pleuro-subalaris

Miller 78 ? muscle of haltere

Zalokar pp1 muscle pleural postérieur

44. Oberer Pleurosternalmuskel des Metathorax

Argyra (Tafel X, Fig. 31; Tafel XIII, Fig. 46), *Hydrophorus* (Tafel XI, Fig. 34), *Empis* (Tafel XIII, Fig. 47), *Wiedemannia* (Fig. 48): Verbindet die Metasternalapophyse (caudale Spitze bei den Dolichopodiden) mit dem dorsalen Pleuralarm. Verläuft caudal von Muskel 50a und ist schwächer als der untere Pleurosternalmuskel (45). *Dolichopus urbanus* ♀: Der dorsale Pleuralarm fehlt oder ist rudimentär. Der Muskel ist sehr schwach, geht wie bei den anderen Dolichopodiden von der Caudalspitze der Sternalapophyse aus und läuft caudal um Muskel 50a herum; er setzt an der Pleuralleiste an der Stelle an, an der sich sonst die Basis des dorsalen Pleuralarms befindet.

Snodgrass G

Bonhag 63 anterior pleurosternal muscle

Maki furco-entopleural muscle

Mickoleit (1962) 66 M. furco-pleuralis dorsalis

Miller 79 pleurosternal muscle

Zalokar sp2 muscle sternopleural

45. Unterer Pleurosternalmuskel des Metathorax

Argyra (Tafel X, Fig. 31; Tafel XIII, Fig. 46), *Hydrophorus* (Tafel XI, Fig. 34), *Empis* (Tafel XIII, Fig. 47), *Wiedemannia* (Fig. 48): Verbindet die Metasternalapophyse (bei den Dolichopodiden ihre caudale Spitze) mit dem ventralen Pleuralarm.

Snodgrass G

Bonhag 64 posterior pleurosternal muscle

Maki furco-entopleural muscle

Mickoleit (1962) 67 M. furco-pleuralis ventralis

Zalokar sp1 muscle sternopleural

46. Ventraler Längsmuskel Thorax/Abdomen

Argyra (Tafel X, Fig. 31), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Zieht von der Metafurca zum vorderen Sternalsklerit des zweiten Abdominalsegments.

Snodgrass H

Bonhag (nicht benannt, aber Fig. 21 abgebildet)

Maki ventral muscles (unter Abdomen, 1. Segment)

Mickoleit (1962) 71 M. metafurco-abdominosternalis

Miller 80 und 81 lateral intersegmental and ventral longitudinal muscles

Zalokar lv abd muscle longitudinal ventral

47. Sternaler Promotor der Metacoxa

Argyra (Tafel XIII, Fig. 46), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ein breiter parallelfaseriger Muskel mit Ursprung an Sternalapophyse und Praecoxale und Insertion am cranialen Proximalrand der Coxa. *Hybos grossipes* ♀, *Trichinomyia flavipes* ♂, *Platypalpus major* ♀: Ursprung an der Unterseite der Leiste 1. L (s. Tafel XI, Fig. 39); die Intersegmentalleiste la-

teral vom Sternalgrat ist zurückgebildet (Synapomorphie der Hybotinae, Ocydromiinae und Tachydromiinae).

Snodgrass K

Bonhag 66 und 67 pleural and sternal promotor of the coxa

Maki ordinary sternal promotor of the coxa

Mickoleit (1962) 49 M. promotor coxae sternalis

Miller 84 sternal promotor of third coxa

Zalokar b1 muscle pédieux

48. Sternaler Remotor der Metacoxa

Argyra (Tafel X, Fig. 31), *Dolichopus urbanus* ♀, *Wiedemannia*: Ursprung an der Metafurca, Insertion an der Merocosta. Ohne Faserüberkreuzungen. *Hydrophorus*: Ein abgegliedertes Bündel inseriert an der Coxa der anderen Körperseite und überkreuzt sich mit dem entsprechenden Bündel der Gegenseite. Empidinae: Bei allen untersuchten Vertretern (*Empis*, zwei *Rhamphomyia*-Arten, *Hilara*) läuft ein Teil der Fasern zur Coxa der anderen Seite, dadurch teilweise Überkreuzung der Fasern.

Die Überkreuzung bei den Empidinae ist offenbar eine Synapomorphie der Unterfamilie, diejenige bei *Hydrophorus* eine unabhängig erworbene Autapomorphie. Bei *Rhagio* überkreuzen sich die Fasern nicht.

Snodgrass L

Bonhag 68 sternal remotor of the coxa

Maki ordinary sternal remotor of the coxa

Mickoleit (1962) 50 und 51 Mm. remotores coxae furcales

Miller 85 sternal remotor of third coxa

Zalokar b3 muscle pédieux

49. Pleuraler Muskel der Metacoxa

Argyra (Tafel XII, Fig. 42), *Hydrophorus*, *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung an der Ventralfläche der Anepisternalleiste, Insertion am antero-lateralen Proximalrand der Coxa. Außer bei *Hydrophorus* liegt der Muskel im unteren Teil seines Verlaufs der Körperwandung an; bei *Hydrophorus* ist er durch die stark entwickelte Intersegmentalleiste (s. Fig. 43) von der Wand abgedrängt.

Bei *Rhagio* entspringt der Muskel ebenfalls an der Anepisternalleiste, außerdem aber auch an der Cranialfläche der Pleuralleiste. Bei *Tabanus* (nach Bonhag) beschränkt sich der Ursprung auf die letztere; dies ist wahrscheinlich ein abgeleitetes Merkmal.

Snodgrass M

Bonhag 65 pleural abductor of the coxa

Maki pleural abductor of the coxa

Mickoleit (1962) 52 M. abductor coxae pleuralis

Miller 82 pleural promotor of third coxa

Zalokar pa8 muscle pleural antérieur

50. Extracoxaler Depressor des Metatrochanter

Argyra (Tafel X, Fig. 30—31), *Hydrophorus* (Tafel XI, Fig. 34), *Empis* (Fig. 36), *Wiedemannia*: Zwei Äste, ein tergaler (a) mit Ursprung am Alinotum und ein sternaler (b) mit Ursprung an der Sternalapophyse.

Der tergale Ast ist bei den Dolichopodiden relativ stärker entwickelt als bei den Empididen; dies gilt auch für die entsprechenden Muskeln des Meso- und des Prothorax.

Snodgrass P

Bonhag 69 (partim: a, b) depressor of the trochanter

Maki tergal and sternal depressors of the trochanter

Mickoleit (1962) 54 und 53 Mm. depressores trochanteris tergalis et furcalis

Miller 86 und 87 tergal and sternal extracoxal depressors of trochanter

Zalokar dv5 und b2 muscles dorsoventral et pédieux

51. Extracoxaler Levator des Metatrochanter

Argyra (Tafel IX, Fig. 27; Tafel XIII, Fig. 46), *Hydrophorus*, *Sciapus*: In zwei Äste geteilt: der stärkere (a) entspringt am Postnotum, der schwächere (b) am freien Ende des stabförmigen ventralen Pleuralarms. *Empis* (Fig. 47), *Wiedemannia* (Fig. 48): Nur ein Ast mit Ursprung an der Caudalfläche der Pleuralleiste einschließlich des ventralen Pleuralarms.

Rhagio hat ebenfalls nur einen Ast; dieser ist wesentlich kürzer als bei den Empididen und Dolichopodiden und nicht länger als der intracoxale Teil, da sein Ursprung am ventralen Pleuralarm unmittelbar beim Hüftgelenk liegt. Bei *Tabanus* (nach Bonhag) und *Tipula* (nach Mickoleit 1962) liegen die Verhältnisse ähnlich. Verglichen mit *Rhagio* und *Tabanus* ist die stärkere Entwicklung des Muskels bei den Empididen vermutlich apomorph. Die Teilung des Muskels bei den Dolichopodiden, verbunden mit der Stabform des unteren Pleuralarms, läßt sich von Verhältnissen ableiten, wie sie bei den Empididen gegeben sind, und ist eine Synapomorphie der Familie.

Bonhag 72 (partim: a) anterior levator of the trochanter

Maki pleural levator of the trochanter

Mickoleit (1962) 57 M. levator trochanteris pleuralis

Miller 83 pleural remotor of third coxa

Zalokar pp6 muscle pleural postérieur

52. Occulsor des hinteren Thorakalstigmas

Argyra (Tafel XII, Fig. 42), *Empis*, *Wiedemannia*: Ursprung an der Intersegmentalleiste (*Empis*, *Wiedemannia*) oder unmittelbar oberhalb von deren Basis an der Außenwand des dorsalen Metepisternum (*Argyra*), Insertion an der Ventralseite des vom Stigma ausgehenden Tracheenhauptstammes. *Hydrophorus*: Breit deltaförmig, mit Ursprung an der Intersegmentalleiste und der Cranialfläche der Metapleuralleiste. In der Wandung des Tracheenstammes liegt cranial und caudal von der Insertionsstelle je ein Sklerit (vielleicht zum Schließapparat gehörig).

Bonhag 55 occlusor of the second thoracic spiracle

Maki occlusor of the spiracle

Miller 97 occlusor muscle of posterior spiracle

Zalokar st muscle du stigmate

VI. Verwertung der Merkmale für die Beurteilung der Verwandtschaft zwischen Empididen und Dolichopodiden

In den vorhergehenden Abschnitten wurde bereits bei der Besprechung der einzelnen Merkmale erörtert, inwiefern diese als plesiomorph oder apomorph gewertet werden können. Im folgenden sollen die festgestellten oder vermuteten Synapomorphien noch einmal zusammenfassend genannt werden, soweit sie die Gesamtheit der Empidoidea, Empididae oder Dolichopodidae betreffen und als Hinweis auf phylogenetische Beziehungen von Bedeutung sein können.

Synapomorphien im Grundplan der Empididen und der Dolichopodiden (Empidoidea):

- a) Leiste 1. L in der Postcoxal-Praecoxal-Gegend des Meso-/Metathorax (Tafel XII, Fig. 41, 43—45)
- ? b) Zweiteilung des Metepisternum (Tafel I—III)
- ? c) Ursprung des cervikalen Muskels des Kopfes (4) teilweise am Postcervicale (Tafel VIII, Fig. 24—25)
- ? d) Verlagerung des prothorakalen Ansatzes des medialen protergalen Muskels des zweiten Cervicale (5) auf das mediane Phragma Pro-/Mesonotum (Tafel VII, Fig. 23)

Synapomorphien der Dolichopodiden:

- a) Postcervicale mit lang ausgezogenem Apodem (Tafel VIII, Fig. 24)
- b) Erstes ventrales Cervicale in Form eines dorsal offenen Halbrings (Tafel VII, Fig. 22)
- c) Postscutellum als stärker gewölbter Bezirk am Postnotum des Mesothorax (Tafel I)
- d) Anamesepimerum mit stärker sklerotisierter Fläche (Tafel I)
- e) Stabförmiges Metanotalapodem (Tafel XII, Fig. 41, 43) (bei *Achalcus* zurückgebildet?)
- f) Metepisternum in zwei ungefähr gleich große Abschnitte geteilt (Tafel I, Fig. 1) (autapomorphe Ausnahme: *Hydrophorus*)
- g) Extracoxaler Levator des Metatrochanter (Muskel 51) zweiteilig; ventraler Meta-pleuralarm stabförmig (Tafel XIII, Fig. 46)
- ? h) Sternaler Adduktor der Procoxa fehlt; sternaler Remotor in drei verschiedenen verlaufende Bündel differenziert (Tafel VII, Fig. 23)
- ? i) Anamesepisternum mit schräg verlaufendem Anepisternaleindruck (Tafel I)
- ? k) Muskel des Subalare im Metathorax (43) kurz (Tafel XII, Fig. 42)

Synapomorphien der Empididen:

- a) V-Naht fehlt (Tafel II—III)

Wie aus der Zusammenstellung ersichtlich ist, weisen die Dolichopodiden im Bereich des Halses und des Thorax Übereinstimmungen in mindestens sieben abgeleiteten Merkmalen auf, die dem Grundplan der Empididen und benachbarter Familien fehlen. Eine weitere einwandfreie Synapomorphie liefern die Mundwerkzeuge mit ihrer sehr charakteristischen und bei keiner anderen Familie in ähnlicher Form anzutreffenden Epipharyngeal-armatur (Snodgrass 1922, Cregan 1941). Damit dürfte die monophyletische Abstammung der Dolichopodiden hinreichend begründet sein.

Zur Begründung einer näheren Verwandtschaft mit den Empididen wird seit Brauer (1869, 1883) vor allem die sehr weitgehende Übereinstimmung der Larvenformen der beiden Familien angeführt. Diese Übereinstimmung umfaßt einen ganzen Komplex von apomorphen Merkmalen und würde auch ohne Berücksichtigung der Imaginalmorphologie ausreichen, um die monophyletische Natur der Empidoidea zu beweisen. Die vorliegende Untersuchung kann aus der Thoraxmorphologie der Imagines eine zweifelsfreie Synapomorphie beitragen; drei weitere Übereinstimmungen sind nicht genügend gesichert.

Es bleibt noch zu klären, ob auch die Empididen eine monophyletische Einheit sind, die dann den Dolichopodiden als Schwestergruppe gegenüberstehen würde, oder eine paraphyletische Sammelgruppe, von der ein Teil mit den Dolichopodiden näher verwandt wäre als der Rest. In einem konsequent phylogenetischen System könnten die Empididen nur im ersten Fall als systematische Einheit beibehalten werden (Hennig 1966).

Wie die obige Aufstellung zeigt, kann die vorliegende Arbeit nur ein Merkmal beitragen, das mit einiger Wahrscheinlichkeit als Synapomorphie der Empididen gewertet werden könnte. Dieses Merkmal allein ist keine ausreichende Grundlage für phylogenetische Rückschlüsse. Andererseits wurde aber auch kein Merkmal gefunden, das als Hinweis auf engere Beziehungen der Dolichopodiden zu einer Teilgruppe der Empididen gewertet werden könnte. Soweit Übereinstimmungen mit einzelnen Vertretern festgestellt wurden, sind die betreffenden Merkmale wahrscheinlich primitiv (Sympleisiomorphie, z. B. der Ansatz eines Teils von Muskel 4 am Postcervicale) oder in Parallelentwicklungen erworben worden (z. B. die Verwachsung von Basisternum und Episternum des Prothorax). Auch die Clino-cerinae, die auf Grund von Ähnlichkeiten im Habitus und im Bau der Mundwerkzeuge in erster Linie als Schwestergruppe der Dolichopodiden in Frage zu kommen scheinen (s. auch Bährmann 1960), sind mit diesen in den erfaßten Strukturen des Thorax durch keine Übereinstimmungen verbunden, die einwandfrei als Synapomorphien gedeutet werden könnten. Mit der Rückbildung des Postcervicale haben sie sogar eine Entwicklung eingeschlagen, die der der Dolichopodiden entgegengesetzt ist.

Die Frage, ob die Empididen eine monophyletische Einheit und damit in ihrer Gesamtheit die Schwestergruppe der Dolichopodiden sind, muß vorläufig offengelassen werden. Unter diesen Umständen besteht gegenwärtig keine Veranlassung, das bisherige System, in dem beide als Familien nebeneinander stehen, zu ändern.

VII. Zusammenfassung

Skelett und Muskulatur von Hals und Thorax der Dolichopodiden werden am Beispiel von *Argyra auricollis* (Meigen) erläutert und mit entsprechenden Strukturen der Empididen verglichen.

Ein Vergleich unter den Dolichopodiden ergibt nur geringfügige Abweichungen vom Grundplan, abgesehen von einer Reihe aberranter Merkmale bei *Hydrophorus*. Demgegenüber sind die Empididen sehr vielgestaltig, worauf in einem eigenen Abschnitt eingegangen wird.

Die Verwertbarkeit der Merkmale für die phylogenetische Systematik wird erörtert. Eine Reihe apomorpher Merkmale charakterisiert die Dolichopodiden als monophyletische Einheit. Ihre nähere Verwandtschaft mit den Empididen wird bestätigt. Ob die Empididen ebenfalls im strengen Sinne monophyletisch entstanden sind, ist noch offen.

Zusammenhänge zwischen morphologischen Strukturen und Funktionen werden aufgezeigt. Geschlechtsdimorphismus in der Ausbildung der direkten Flugmuskulatur wird bei der Gattung *Argyra* nachgewiesen, deren Männchen sich durch besonders gewandten Flug auszeichnen.

Im Metathorax wird erstmals für die Dipteren ein dorsaler Muskel nachgewiesen, der dem medialen dorsalen Längsmuskel des Mesothorax homolog zu sein scheint und vermutlich die Funktion eines indirekten Halterenmuskels hat.

VIII. Literatur

- Bährmann, R., 1960: Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Empididen (Diptera). Beitr. Ent. (Berlin) 10: 485—540.
- Becker, Th., 1917—1918: Dipterologische Studien: Dolichopodidae, A: Paläarktische Region. N. Acta Acad. Leop. (Halle) 102: 113—361, 103: 203—315, 104: 35—214.
- Bonhag, P. F., 1949: The thoracic mechanism of the adult horsefly (Diptera: Tabanidae). Mem. Cornell Univ. agr. Exp. Sta. 285: 39 S.
- Brauer, F., 1869: Kurze Charakteristik der Dipteren-Larven zur Bekräftigung des neuen von Dr. Schiner entworfenen Dipteren-Systemes. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 19 (Abh.): 843—852.
- , 1883: Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien, III: Systematische Studien auf Grundlage der Dipteren-Larven nebst einer Zusammenstellung von Beispielen aus der Literatur über dieselben und Beschreibung neuer Formen. Denkschr. Akad. Wiss. (Wien) 47: 1—100, Taf. 1—5.
- Collin, J. E., 1961: British flies, VI: Empididae. VIII + 782 S. Cambridge.
- Cregan, M. B., 1941: Generic relationships of the Dolichopodidae (Diptera) based on a study of the mouth parts. Illinois biol. Monogr. 18, No. 1: 68 S.
- Engel, E. O., 1938—1954: Empididae. In: Lindner, E. (Hrsg.), Die Fliegen der paläarktischen Region, Band IV 4: 1—400, Taf. 1—34. (Fortgesetzt von R. Frey.) Stuttgart.
- Haliday, A. H., 1832: The characters of two new dipterous genera, with indications of some generic subdivisions and several undescribed species of Dolichopodidae. Zool. J. (London) 5: 350—367, Taf. 15.

- Hennig, W., 1966: Phylogenetic systematics. (Übersetzt von D. D. Davis und R. Zangerl.) 7 + 263 S. Urbana, Chicago, London.
- Krystoph, H., 1961: Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Mundteilen bei Empididen (Diptera). Beitr. Ent. (Berlin) 11: 824—872.
- Maki, T., 1938: Studies on the thoracic musculature of insects. Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Univ. 24: 1—343, 1 Falttabelle, 17 Tafeln.
- Mickoleit, G., 1962: Die Thoraxmuskulatur von *Tipula vernalis* Meigen, ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Dipteren thorax. Zool. Jb. Anat. 80: 213—244.
- —, 1966: Zur Kenntnis einer neuen Spezialhomologie (Synapomorphie) der Panorpoidea. Zool. Jb. Anat. 83: 483—496.
- —, 1968: Zur Thoraxmuskulatur der Bittacidae. Zool. Jb. Anat. 85: 386—410.
- —, 1969: Vergleichend-anatomische Untersuchungen an der pterothorakalen Pleurotergalmuskulatur der Neuroptera und Mecoptera (Insecta, Holometabola). Z. Morph. Tiere 64: 151—178.
- Miller, A., 1950: The internal anatomy and histology of the imago of *Drosophila melanogaster*. In: Demerec, M. (Hrsg.), Biology of *Drosophila*: 420—534. New York & London.
- Parent, O., 1938: Diptères Dolichopodidae. Faune de France 35: 720 S. Paris.
- Ritter, W., 1911: The flying apparatus of the blow-fly, a contribution to the morphology and physiology of the organs of flight in insects. Smithson. misc. Coll. 56, No. 12, Publ. 1947: 1—76, 20 Tafeln.
- Smart, J., 1959: Notes on the mesothoracic musculature of Diptera. Smithson. misc. Coll. 137, Publ. 4350: 331—364, 1 Tafel.
- Snodgrass, R. E., 1922: Mandible substitutes in the Dolichopodidae. Proc. ent. Soc. Wash. 24: 148—152.
- —, 1935: Principles of insect morphology. IX + 667 S. New York & London.
- Vaillant, F., 1965: Révision des Empididae Hemerodromiinae de France, d'Espagne et d'Afrique du Nord (Dipt.). Ann. Soc. ent. France 133: 143—171.
- Weber, H., 1933: Lehrbuch der Entomologie. XII + 726 S. Jena.
- —, 1954: Grundriß der Insektenkunde, 3. Auflage. XI + 428 S. Stuttgart.
- Young, B. P., 1921: Attachment of the abdomen to the thorax in Diptera. Mem. Cornell Univ. agr. Exp. Sta. 44: 251—306, 1 Falttabelle.
- Zalokar, M., 1947: Anatomie du thorax de *Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 54: 17—53.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans Ulrich, Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates,
8 München 19, Maria-Ward-Straße 1 b.

ANHANG

Tafeln und Tafelerklärungen
Tafel I bis XIII

Erklärung zu Tafel I

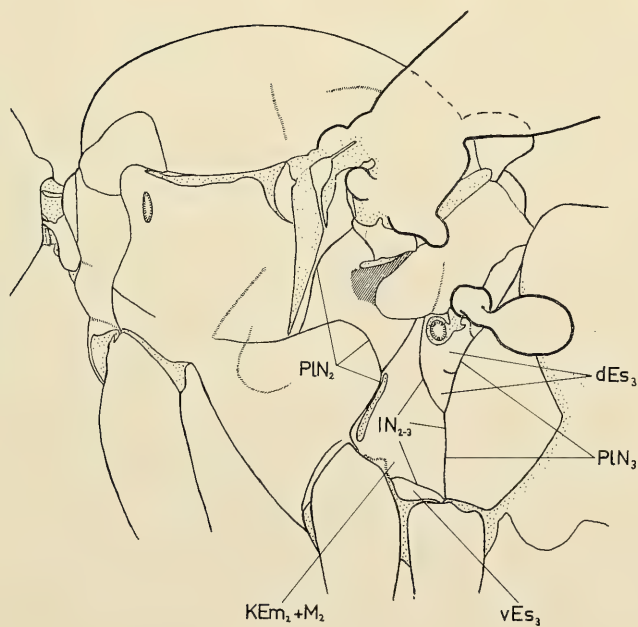
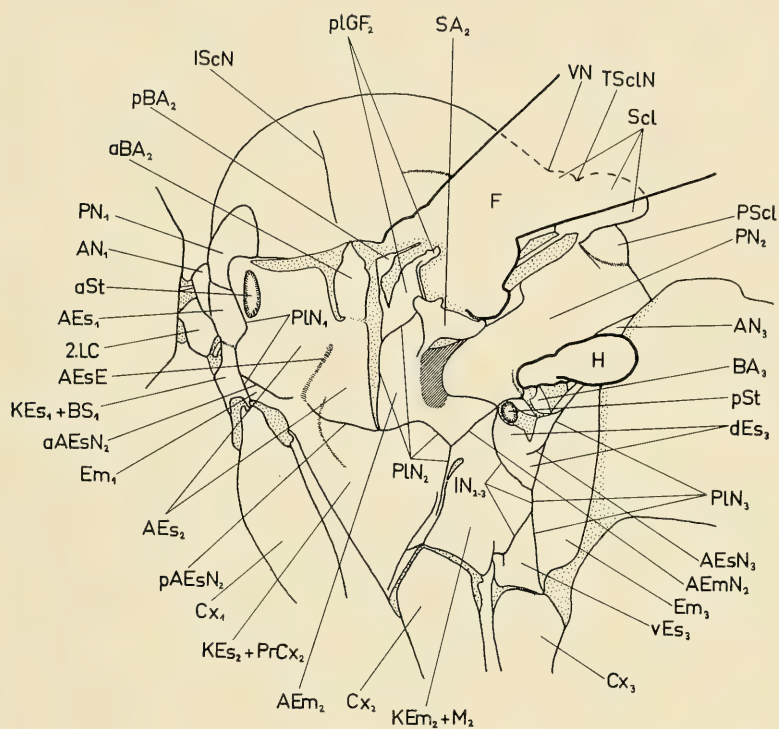
Außenansicht des Thorax, lateral, von links. Dolichopodidae.

Fig. 1: *Argyra auricollis* ♀.

Fig. 2: *Hydrophorus praecox* ♂.

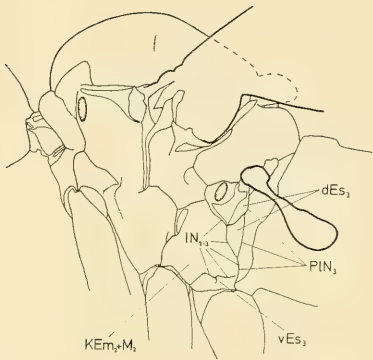
Membranen punktiert. Flügel und Haltere nur im Umriß gezeichnet, stark konturiert.

aAEsN ₂	vordere Anepisternalnaht (Mesothorax)
aBA ₂	vorderes Basalare (Mesothorax)
AEm ₂	Anamesepimerum (stark sklerotisierte Fläche schraffiert)
AEmN ₂	Anepimeralnaht (Mesothorax)
AEs ₁	Anaproepisternum
AEs ₂	Anamesepisternum
AEsE	Anepisternaleindruck (Mesothorax)
AEsN ₃	Anepisternalnaht (Metathorax)
AN ₁	Antep pronotum (= Collare)
AN ₃	Alinotum (Metathorax)
aSt	vorderes Thorakalstigma
BA ₃	Basalare (Metathorax)
BS ₁	Basisternum (Prothorax)
Cx ₁	Procoxa
Cx ₂	Mesocoxa
Cx ₃	Metacoxa
dEs ₃	dorsales Metepisternum
Em ₁	Proepimerum
Em ₃	Metepimerum
F	Flügel
H	Haltere
IN _{2,3}	Intersegmentalnaht Meso-/Metapleuron
IScN	Intrascutalquernaht
KEm ₂	Katamesepimerum
KEs ₁	Kataproepisternum
KEs ₂	Katamesepisternum
2. LC	zweites Laterocervicale
M ₂	Meron (Mesothorax)
pAEsN ₂	hintere Anepisternalnaht (Mesothorax)
pBA ₂	hinteres Basalare (Mesothorax)
plGF ₂	pleuraler Flügelgelenkfortsatz
PlN ₁	Propleuralnaht
PlN ₂	Mesopleuralnaht
PlN ₃	Metapleuralnaht
PN ₁	Postpronotum (= Humeralcallus)
PN ₂	Postnotum (Mesothorax)
PrCx ₂	Praecoxale (Mesothorax)
PScl	Postscutellum (Mesothorax)
pSt	hinteres Thorakalstigma
SA ₂	Subalare (Mesothorax)
Scl	Scutellum (Mesothorax)
TScIN	Transscutellarnaht
vEs ₃	ventrales Metepisternum
VN	V-Naht (= Scutoscuteallarnaht)

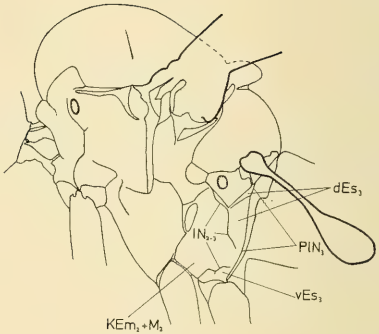


Tafel II

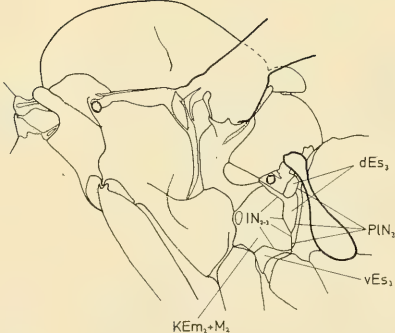
3



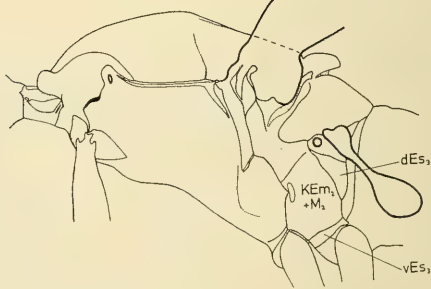
4



5



6



Erklärung zu Tafel II

Außenansicht des Thorax, lateral, von links. Empididae.
Vgl. Tafel I.

Fig. 3: *Empis borealis* ♂.

Fig. 4: *Trichopeza longicornis* ♀.

Fig. 5: *Wiedemannia ouedorum* ♂.

Fig. 6: *Chelifera precabunda* ♂.

dEs ₃	dorsales Metepisternum
IN _{2.3}	Intersegmentalnaht Meso-/Metapleuron
KEm ₂	Katamesepimerum
M ₂	Meron (Mesothorax)
PLN ₃	Metapleuralnaht
vEs ₃	ventrales Metepisternum

Erklärung zu Tafel III

Außenansicht des Thorax, lateral, von links. Empididae.
Vgl. Tafel I.

Fig. 7: *Hybos grossipes* ♀.

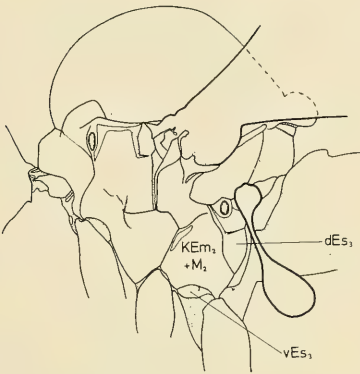
Fig. 8: *Ocydromia glabricula* ♂.

Fig. 9: *Platypalpus pectoralis* ♀.

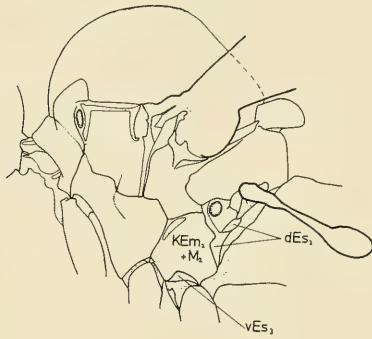
Fig. 10: *Tachypeza nubila* ♂.

dEs ₃	dorsales Metepisternum
KEm ₂	Katamesepimerum
M ₂	Meron (Mesothorax)
vEs ₃	ventrales Metepisternum

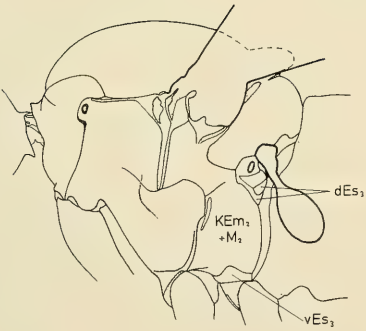
7



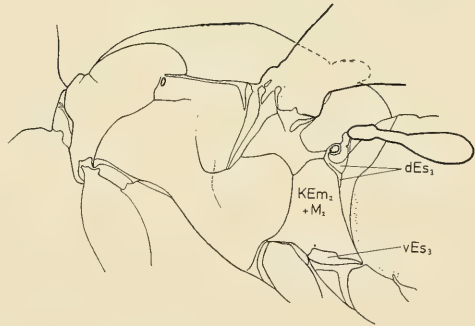
8



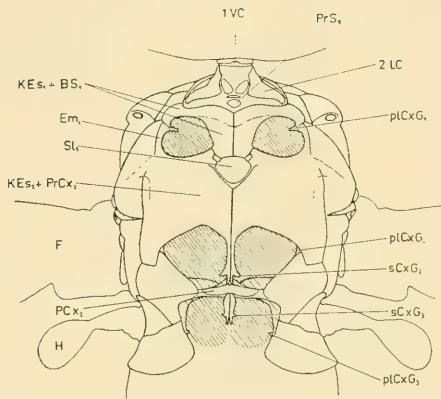
9



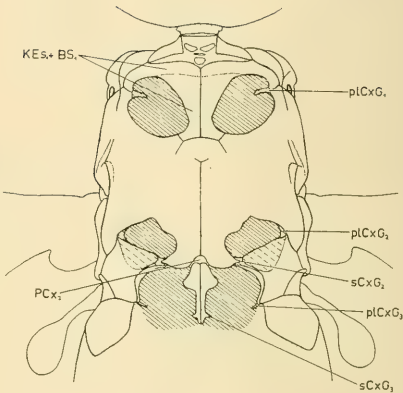
10



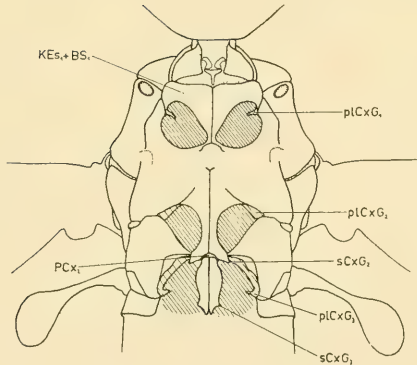
11



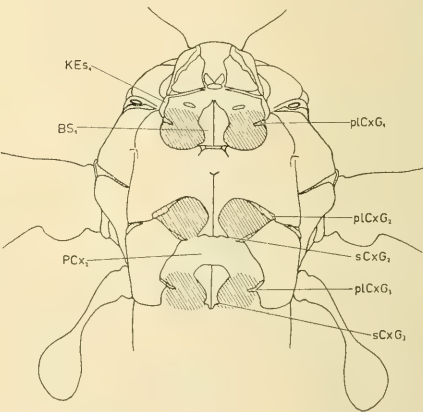
12



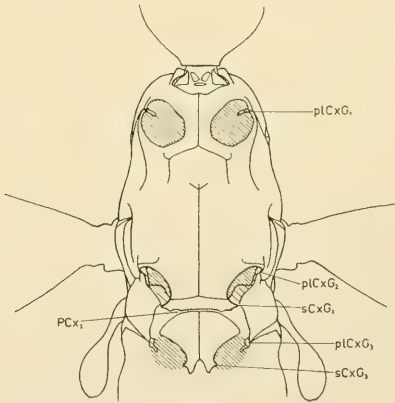
13



14



15



Erklärung zu Tafel IV

Außenansicht des Thorax, ventral, Hüften entfernt.

Fig. 11—12 Dolichopodidae, Fig. 13—15 Empididae.

Fig. 11: *Argyra auricollis* ♀.

Fig. 12: *Hydrophorus praecox* ♂.

Fig. 13: *Empis borealis* ♂.

Fig. 14: *Hybos grossipes* ♀.

Fig. 15: *Tachypeza nubila* ♀.

Membranen punktiert, Hüftgruben schraffiert.

BS ₁	Probasisternum
Em ₁	Proepimerum
F	Flügel
H	Haltere
KES ₁	Kataproepisternum
KES ₂	Katamesepisternum
2. LC	zweites Laterocervicale
PCx ₂	Postcoxalmembran (Mesothorax)
plCxG ₁	pleurales Hüftgelenk (Prothorax)
plCxG ₂	pleurales Hüftgelenk (Mesothorax)
plCxG ₃	pleurales Hüftgelenk (Metathorax)
PrCx ₂	Praecoxale (Mesothorax)
PrS ₁	Praesternum (Prothorax)
sCxG ₂	sternales Hüftgelenk (Mesothorax)
sCxG ₃	sternales Hüftgelenk (Metathorax)
Sl ₁	Prosternellum
1. VC	erstes ventrales Cervicale

Erklärung zu Tafel V

Argyra auricollis ♀. Skelett der rechten Thoraxhälfte in Innenansicht.

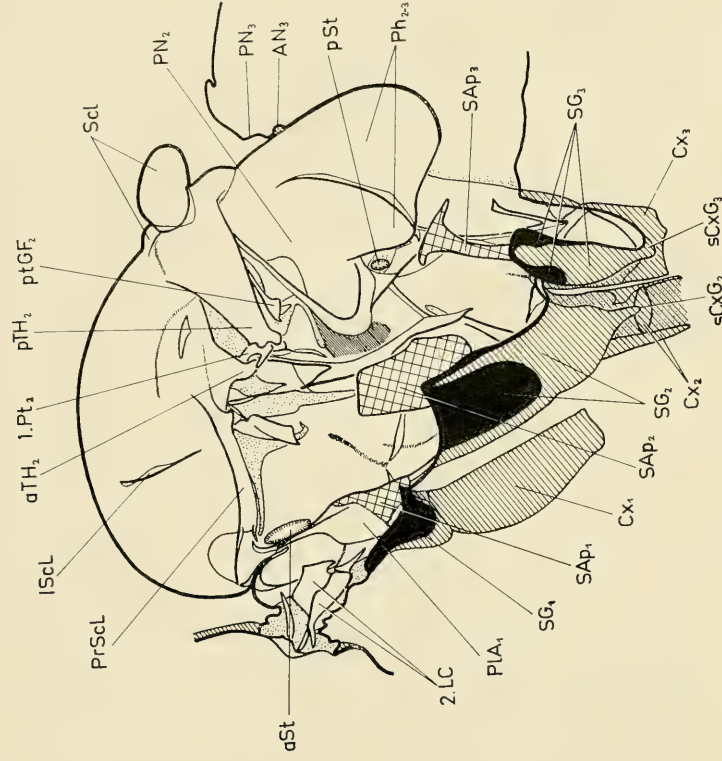
Fig. 16: Körper durch Schnitt in der Medianebene halbiert.

Fig. 17: Prosternalgrat, Meso- und Metafurca entfernt, Prosternalapophyse + Propleuralarm und Phragma Meso-/Metanotum teilweise herausgebrochen, im übrigen wie in Fig. 16.

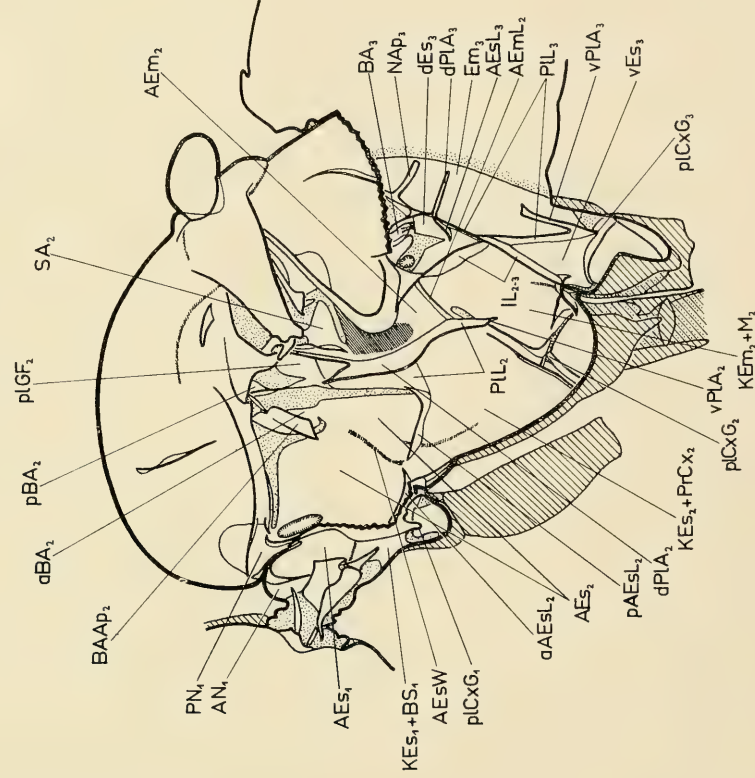
Schnittflächen und Bruchkanten schwarz bzw. stark konturiert. Cuticula-Innenseite: Sklerite weiß, stark sklerotisierte Fläche im Bereich des Anamesepimerum eng schraffiert, Membranen punktiert. Sternalapophysen kreuzschraffiert (Abgrenzung gegen den Pleuralarm im Prothorax unsicher). Innenleisten: freie Kante stärker, Basis und Umschlagstellen schwach konturiert. Cuticula-Außenseite: Sklerite schraffiert, Membranen schraffiert und punktiert.

aAeSL ₂	vordere Anepisternalleiste (Mesothorax)	pBA ₂	hinteres Basalare (Mesothorax)
aBA ₂	vorderes Basalare (Mesothorax)	Ph ₂₋₃	Phragma Meso-/Metanotum
AEm ₂	Anamesepimerum	PlA ₁	Propleuralarm
AEmL ₂	Anepimeralleiste (Mesothorax)	plCxG ₁	pleurales Hüftgelenk (Prothorax)
AEs ₁	Anapropisternum	plCxG ₂	pleurales Hüftgelenk (Mesothorax)
AEs ₂	Anamesepisternum	plCxG ₃	pleurales Hüftgelenk (Metathorax)
AEsL ₃	Anepisternalleiste (Metathorax)	plGF ₂	pleuraler Flügelgelenkfortsatz
AEsW	Anepisternalwulst (Mesothorax)	PL ₂	Mesopleuralleiste
AN ₁	Antepnotum (= Collare)	PL ₃	Metapleuralleiste
AN ₃	Alinotum (Metathorax)	PN ₁	Postpronotum (= Humeralcallus)
aSt	vorderes Thorakalstigma	PN ₂	Postnotum (Mesothorax)
aTH ₂	vorderer Tergalhebel (Mesothorax)	PN ₃	Postnotum (Metathorax)
BA ₃	Basalare (Metathorax)	PrCx ₂	Praecoxale (Mesothorax)
BAAp ₂	Basalarapodem (Mesothorax)	PrScL	Praescutalleiste
BS ₁	Basisternum (Prothorax)	pSt	hinteres Thorakalstigma
Cx ₁	Procoxa	1. Pt ₂	erstes Pterale (Mesothorax)
Cx ₂	Mesocoxa	ptGF ₂	hinterer tergaler Flügelgelenkfortsatz
Cx ₃	Metacoxa	pTH ₂	hinterer Tergalhebel (Mesothorax)
dEs ₃	dorsales Metepisternum	SA ₂	Subalare (Mesothorax)
dPlA ₂	dorsaler Mesopleuralarm	SAP ₁	Prosternalapophyse
dPlA ₃	dorsaler Metapleuralarm	SAP ₂	Mesosternalapophyse
Em ₃	Metepimerum	SAP ₃	Metasternalapophyse
IL ₂₋₃	Intersegmentalleiste Meso-/Metapleuron	ScL	Scutellum (Mesothorax)
IScL	Intrascutalquerleiste	sCxG ₂	sternales Hüftgelenk (Mesothorax)
KEm ₂	Katamesepimerum	sCxG ₃	sternales Hüftgelenk (Metathorax)
KEs ₁	Katapropisternum	SG ₁	Prosternalgrat
KEs ₂	Katamesepisternum	SG ₂	Mesosternalgrat
2. LC	zweites Laterocervicale	SG ₃	Metasternalgrat
M ₂	Meron (Mesothorax)	vEs ₃	ventrales Metepisternum
NAP ₃	Metanotalapodem	vPlA ₂	ventraler Mesopleuralarm
pAeSL ₂	hintere Anepisternalleiste (Mesothorax)	vPlA ₃	ventraler Metapleuralarm

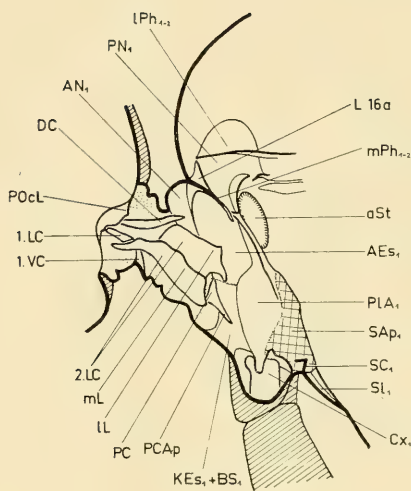
16



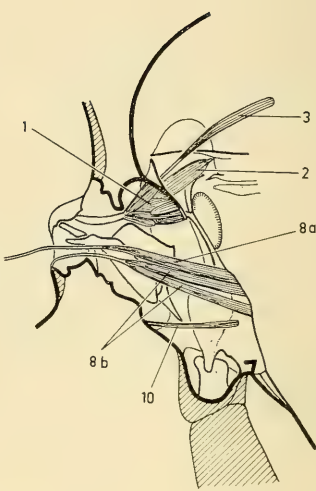
17



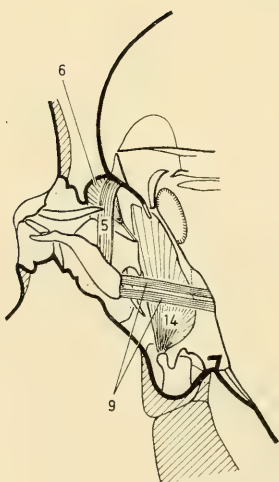
18



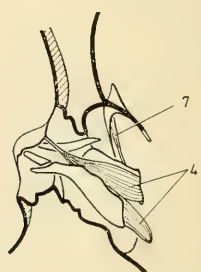
19



20



21



Erklärung zu Tafel VI

Argyra auricollis ♀. Rechter Teil von Hals und Prothorax in Innenansicht. Von den ventralen Cervicalia ist nur das erste eingezeichnet.

Fig. 18: Skelett (vgl. Tafel V).

Fig. 19—21: Skelett mit Muskeln. Die Ziffern an den Muskeln entsprechen der Nummerierung im Text.

AEs ₁	Anaproepisternum
AN ₁	Antep pronotum (= Collare)
aSt	vorderes Thorakalstigma
BS ₁	Basisternum
Cx ₁	Gelenkkopf der Procoxa
DC	dorsales Cervicale
KEs ₁	Kataproepisternum
L 16a	Leiste, an der Muskel 16a entspringt
1. LC	erstes Laterocervicale
2. LC	zweites Laterocervicale
lL	laterale Leiste des zweiten Laterocervicale
lPh ₁₋₂	laterales Phragma Pro-/Mesonotum
mL	mediale Leiste des zweiten Laterocervicale
mPh ₁₋₂	medianes Phragma Pro-/Mesonotum
PC	Postcervicale
PCAp	Postcervikalapodem
PlA ₁	Propleuralarm
PN ₁	Postpronotum (= Humeralcallus)
POcL	Postoccipitalleiste
SAP ₁	Prosternalapophyse
SC ₁	Sternocosta
Sl ₁	Prosternellum
1. VC	erstes ventrales Cervicale

Erklärung zu Tafel VII

Argyra auricollis ♀. Prothorax und Hals, Innenseite, von caudal. Rechts ist aus Ster-
nalapophyse + Pleuralarm ein Stück herausgebrochen.

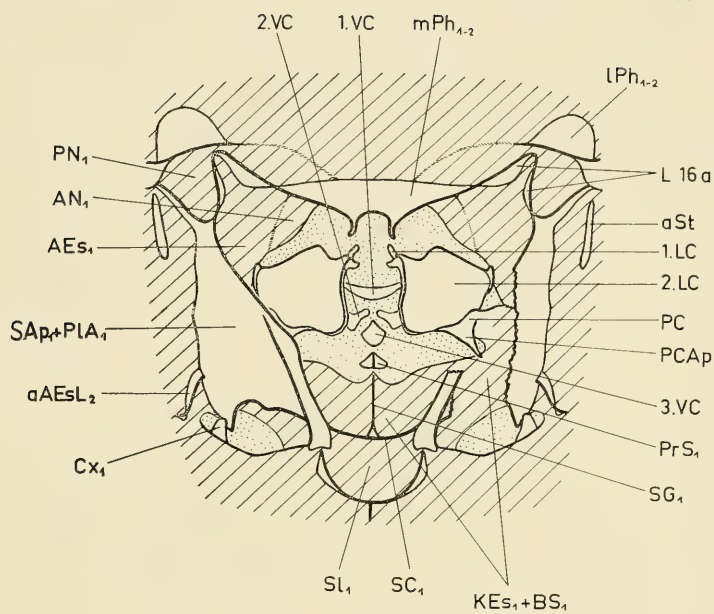
Fig. 22: Skelett. Sklerotisierte Thoraxwand schraffiert, Cervikalsklerite, Apophysen
und Leisten weiß.

Fig. 23: Skelett mit Muskeln.

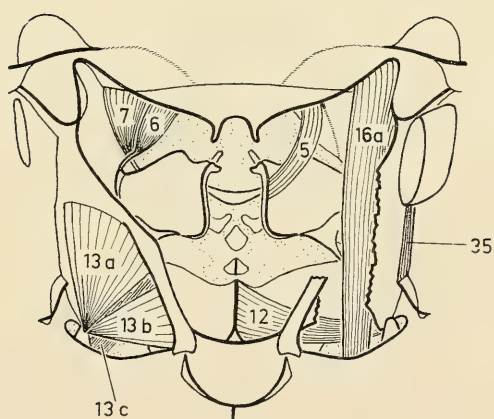
Membranen punktiert. Freie Kante der Leisten stark konturiert. Die Ziffern an den
Muskeln entsprechen der Numerierung im Text.

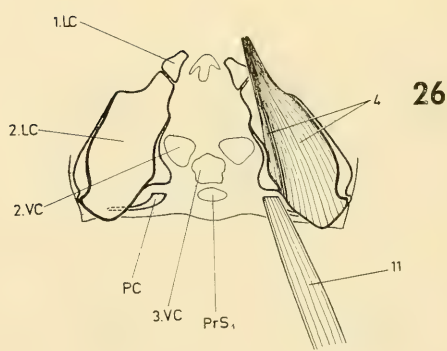
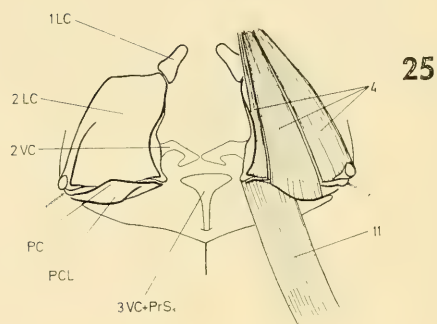
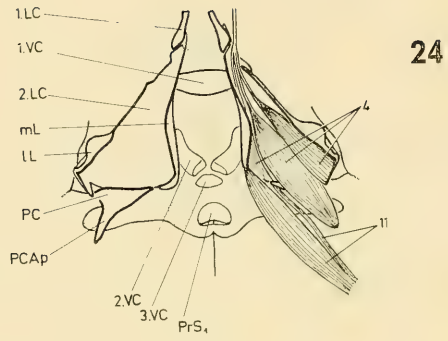
aAEsL ₂	vordere Anepisternalleiste (Mesothorax)
AEs ₁	Anaproepisternum
AN ₁	Antep pronotum (= Collare)
aSt	vorderes Thorakalstigma
BS ₁	Basisternum
Cx ₁	Gelenkkopf der Procoxa
KEs ₁	Kataproepisternum
L 16a	Leiste, an der Muskel 16a entspringt
1. LC	erstes Laterocervicale
2. LC	zweites Laterocervicale
lPh ₁₋₂	laterales Phragma Pro-/Mesonotum
mPh ₁₋₂	medianes Phragma Pro-/Mesonotum
PC	Postcervicale
PCAp	Postcervikalapodem
PlA ₁	Propleuralarm
PN ₁	Postpronotum (= Humeralcallus)
PrS ₁	Praesternum
SAP ₁	Prosternalapophyse
SC ₁	Sternocosta
SG ₁	Prosternalgrat
Sl ₁	Prosternellum
1. VC	erstes ventrales Cervicale
2. VC	zweites ventrales Cervicale
3. VC	drittes ventrales Cervicale

22



23





Erklärung zu Tafel VIII

Cervikalsklerite in Innenansicht von posterodorsal, rechts mit Muskeln 4 und 11.

Fig. 24 Dolichopodidae, Fig. 25—26 Empididae.

Fig. 24: *Argyra auricollis* ♀.

Fig. 25: *Empis borealis* ♂.

Fig. 26: *Wiedemannia ouedorum* ♀.

Membranen punktiert. Die Ziffern an den Muskeln entsprechen der Numerierung im Text.

1. LC	erstes Laterocervicale
2. LC	zweites Laterocervicale
IL	laterale Leiste des zweiten Laterocervicale
mL	mediale Leiste des zweiten Laterocervicale
PC	Postcervicale
PCAp	Postcervikalapodem
PCL	Postcervikalleiste
PrS ₁	Praesternum (Prothorax)
1. VC	erstes ventrales Cervicale
2. VC	zweites ventrales Cervicale
3. VC	drittes ventrales Cervicale

Erklärung zu Tafel IX

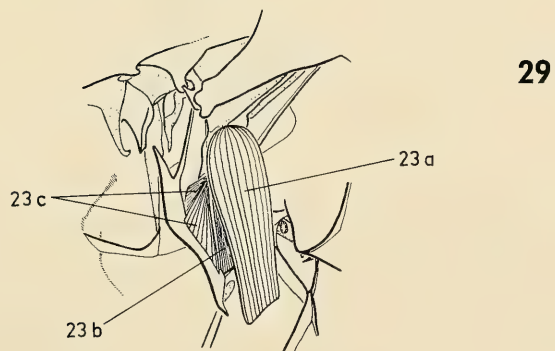
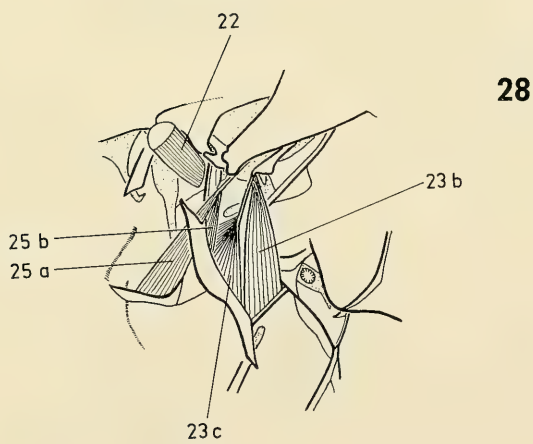
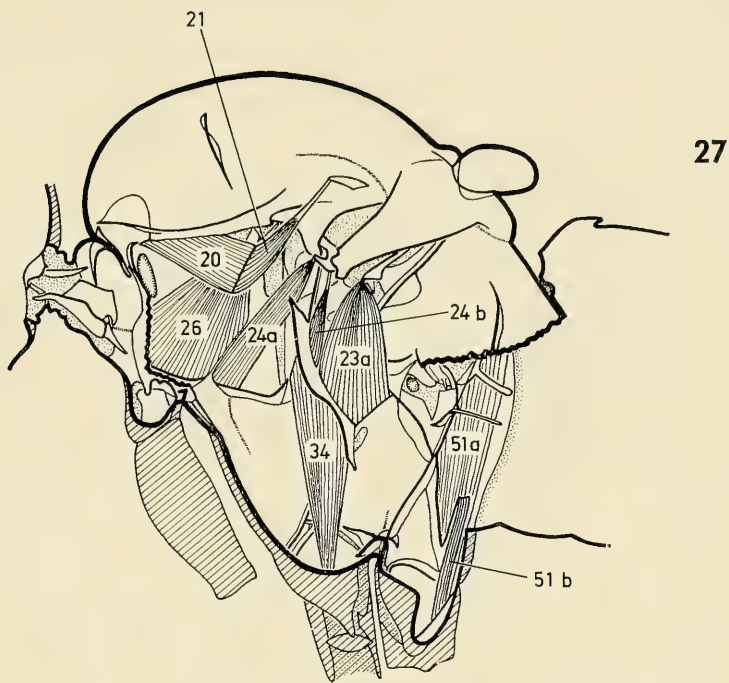
Argyra auricollis. Rechte Thoraxhälfte in Innenansicht mit Muskeln.

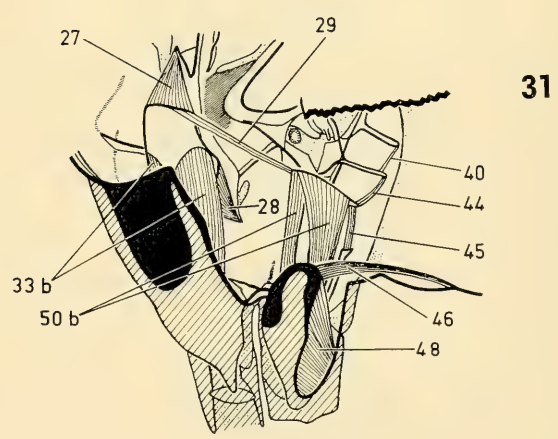
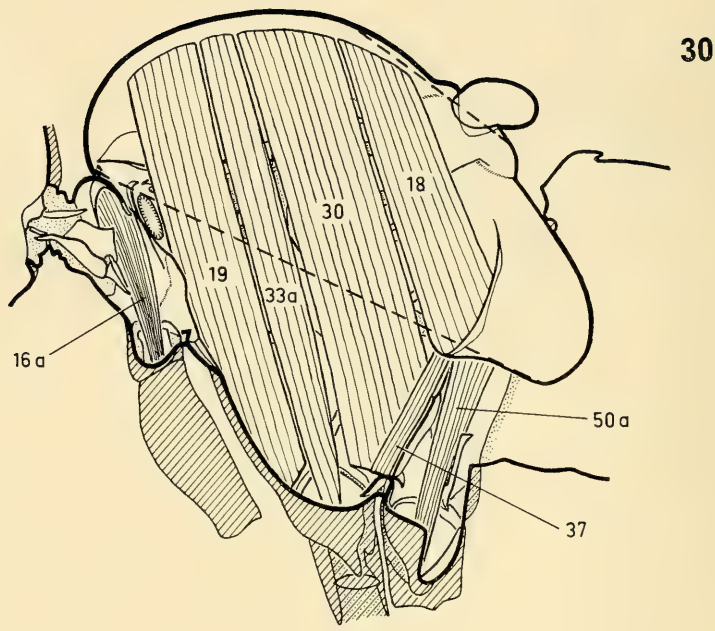
Zum Skelett vgl. Tafel V.

Fig. 27—28: Weibchen: direkte Flugmuskeln des Mesothorax, extracoxale Trochanterlevatoren.

Fig. 29: Männchen: Muskeln des hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatzes.

Die Ziffern an den Muskeln entsprechen der Numerierung im Text.





Erklärung zu Tafel X

Argyra auricollis ♀. Rechte Thoraxhälfte in Innenansicht mit Muskeln.

Zum Skelett vgl. Tafel V.

Fig. 30: Indirekte Flugmuskeln, pleurale und tergale Äste der Trochanterdepressoren.

Die unterbrochenen Linien deuten die Lage des medialen dorsalen Längsmuskels (17) und die Richtung seines Faserverlaufs an.

Fig. 31: Verschiedene Muskeln des Meso- und Metathorax.

Die Ziffern an den Muskeln entsprechen der Numerierung im Text.

Erklärung zu Tafel XI

Rechte Hälfte der Meso- und Metafurca. Zur Orientierung vgl. Fig. 32 mit Fig. 16 (Tafel V). Fig. 32—34 Dolichopodidae, Fig. 35—40 Empididae.

Fig. 32: *Argyra auricollis* ♀.

Fig. 33—34: *Hydrophorus praecox* ♀.

Fig. 35—36: *Empis borealis* ♂.

Fig. 37: *Trichopeza longicornis* ♀.

Fig. 38: *Wiedemannia ouedorum* ♂.

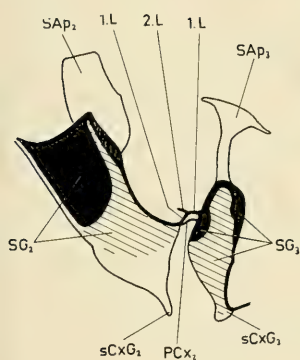
Fig. 39: *Hybos grossipes* ♀.

Fig. 40: *Tachypeza nubila* ♂.

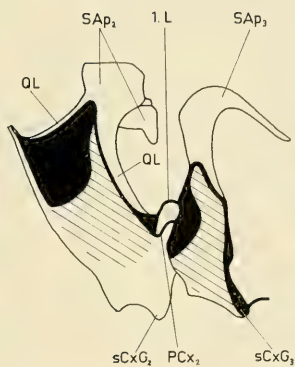
Schnittfläche (Medianebene) schwarz, Sternalgratlumina schraffiert. Die Ziffern an den Muskeln entsprechen der Numerierung im Text.

dPlA ₃	dorsaler Metapleuralarm
1. L, 2. L	Leisten in der Postcoxal-Praecoxal-Gegend (Meso-/Metathorax)
PCx ₂	ventrale Körperwand der Postcoxalregion (Mesothorax)
QL	Querleisten an den freien Kanten des Mesosternalgrats
SAP ₂	Mesosternalapophyse
SAP ₃	Metasternalapophyse
sCxG ₂	sternaler Hüftgelenkfortsatz (Mesothorax)
sCxG ₃	sternaler Hüftgelenkfortsatz (Metathorax)
SG ₂	Mesosternalgrat
SG ₃	Metasternalgrat
vPlA ₃	ventraler Metapleuralarm

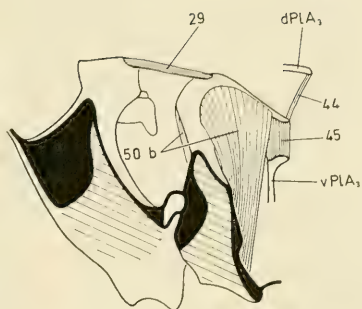
32



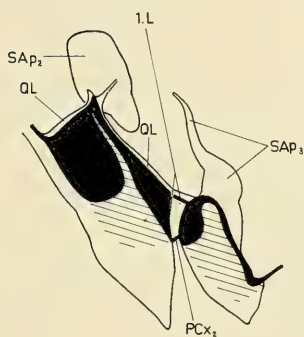
33



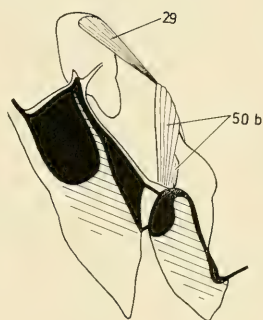
34



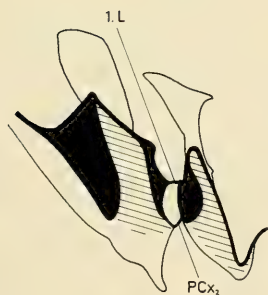
35



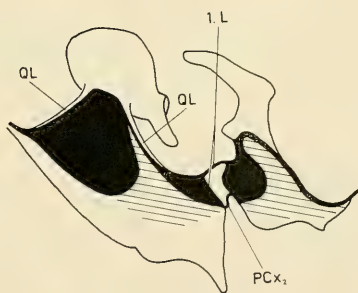
36



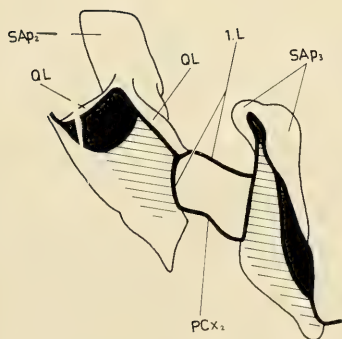
37



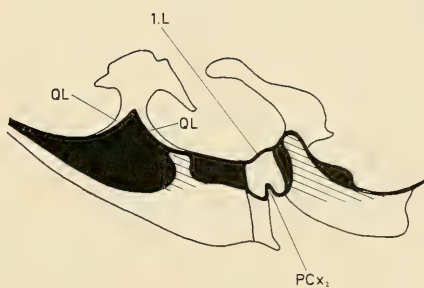
38



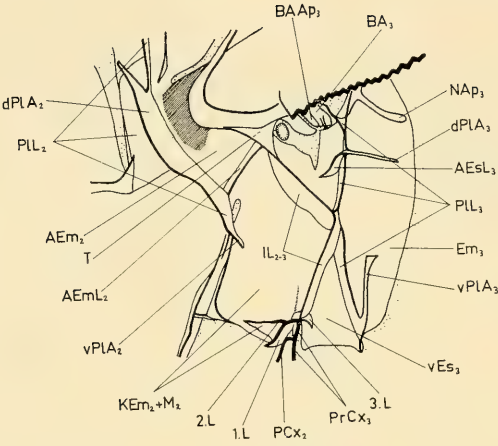
39



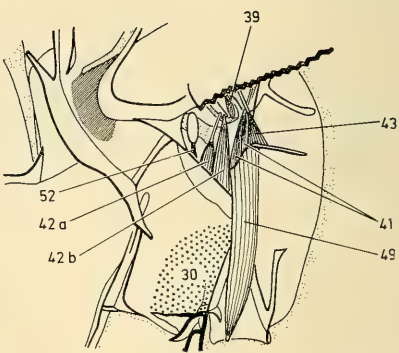
40



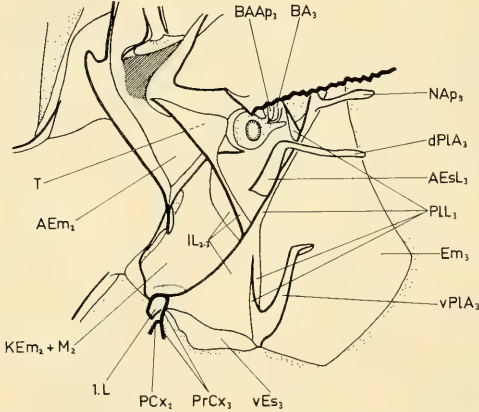
41



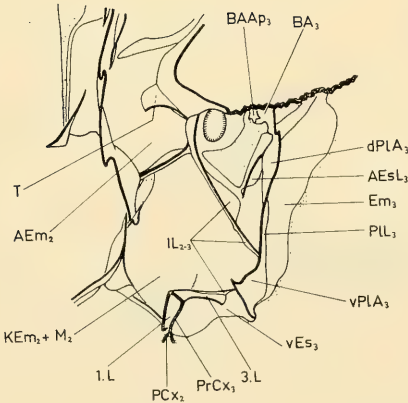
42



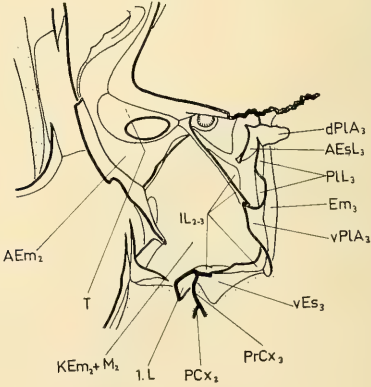
43



44



45



Erklärung zu Tafel XII

Mesepimerum, Mesomeron und Metapleuron der rechten Thoraxhälfte in Innenansicht.
Hüften entfernt, im übrigen wie in Fig. 17 (Tafel V).

Fig. 41—43 Dolichopodidae, Fig. 44—45 Empididae.

Fig. 41: *Argyra auricollis* ♀, Skelett.

Fig. 42: *Argyra auricollis* ♀, Skelett mit einem Teil der Muskulatur des Metathorax;
Ansatzfläche des hinteren mesothorakalen Dorsoventralmuskels (30) am Meron
grob punktiert. Die Ziffern an den Muskeln entsprechen der Numerierung im
Text.

Fig. 43: *Hydrophorus praecox* ♂, Skelett.

Fig. 44: *Empis borealis* ♂, Skelett.

Fig. 45: *Wiedemannia ouedorum* ♀, Skelett.

AEm ₂	Anamesepimerum
AEmL ₂	Anepimeralleiste (Mesothorax)
AEsL ₃	Anepisternalleiste (Metathorax)
BA ₃	Basalare (Metathorax)
BAAp ₃	Basalarapodem (Metathorax)
dPLA ₂	dorsaler Mesopleuralarm
dPLA ₃	dorsaler Metapleuralarm
Em ₃	Metepimerum
IL ₂₋₃	Intersegmentalleiste Meso-/Metapleuron
KEm ₂	Katamesepimerum
1. L, 2. L, 3. L	Leisten in der Postcoxal-Praecoxal-Gegend (Meso-/Metathorax)
M ₂	Meron (Mesothorax)
NAP ₃	Metanotalapodem
PCX ₂	Postcoxalmembran (Mesothorax)
PIL ₂	Mesopleuralleiste
PIL ₃	Metapleuralleiste
PrCX ₃	Praecoxale (Metathorax)
T	Taschenbildung durch Versteifungsleiste des Anamesepimerum
vEs ₃	ventrales Metepisternum
vPLA ₂	ventraler Mesopleuralarm
vPLA ₃	ventraler Metapleuralarm

Erklärung zu Tafel XIII

Innenseite des Metathorax von caudal, rechts mit Muskeln.

Fig. 46 Dolichopodidae, Fig. 47—48 Empididae.

Fig. 46: *Argyra auricollis* ♀.

Fig. 47: *Empis borealis* ♂.

Fig. 48: *Wiedemannia ouedorum* ♀.

Membranen punktiert. Wölbung des Phragmas (konvex) und der lateralen Partie des Alinotum (konkav) durch Schattierung angedeutet. Die Ziffern an den Muskeln entsprechen der Numerierung im Text.

AN ₃	Alinotum
Cx ₃	Metacoxa
dPlA ₃	dorsaler Metapleuralarm
Em ₃	Metepimerum
IL ₂₋₃	Intersegmentalleiste Meso-/Metapleuron
NAP ₃	Metanotalapodem
Ph ₂₋₃	Phragma Meso-/Metanotum
pICxG ₃	pleurales Hüftgelenk
PL ₃	Metapleuralleiste
PN ₃	Postnotum
PrCx ₃	Praecoxale
SAP ₃	Metasternalapophyse
sCxG ₃	sternales Hüftgelenk
SG ₃	Metasternalgrat
vPlA ₃	ventraler Metapleuralarm

